ZEITSCHRIFT
FÜR
WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

FORTGEFÜHRT VON **ERNST EHLERS** †

HERAUSGEGEBEN VON

W. SCHLEIP UND **J. W. HARMS**
O. PROF. D. UNIV. WÜRZBURG — O. PROF. D. UNIV. TÜBINGEN

136. BAND

MIT 249 FIGUREN IM TEXT UND 11 TAFELN

LEIPZIG
AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT M. B. H.
1930

Inhalt des hundertsechsunddreißigsten Bandes.

Erstes Heft

Ausgegeben Januar 1930 Seite

Zweites Heft

Ausgegeben April 1930

Drittes und viertes Heft

Ausgegeben Juli 1930

Bemerkungen über Cystoopsis acipenseri des Wolga-Sterlets, sowie über die Entwicklung dieses Nematoden im Zwischenwirt.

Von

Constantin Janicki und **Karel Rašín.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Warschau und dem Zoologischen Institut der Veterinär-Hochschule Brno.)

Mit 26 Abbildungen im Text.

Man kann wohl ohne Übertreibung sagen, daß der eigenartige Nematode, über den wir hier kurz berichten, nicht nur als Naturobjekt, sondern auch als Literaturgegenstand in Westeuropa beinahe unbekannt geblieben war[1]. Er wird nicht genannt in relativ sehr eingehenden Compendien, wie die Synopsis von LEUNIS, wie das Lehrbuch von CLAUS-GROBBEN, wie EDMOND PERRIERS Traité de Zoologie usw.[2]; er wird aber auch nicht, trotz seines höchst auffallenden Wesens, vergleichsweise zur Berücksichtigung herangezogen in Schilderungen, wo die Nematoden allgemein behandelt werden, wie in dem Bändchen von BRAUERS Süßwasserfauna, oder in der sehr verdienstvollen Zusammenstellung von GERH. WÜLKER in »Biologie der Tiere Deutschlands«[3]. STILES and HASSALL registrieren den Wurm zunächst unter dem Namen *Cystopsis* (sic!) WAGNER 1867, mit dem Vermerk: »not accessible to

[1] Eine Ausnahme machen die Arbeiten von P. A. MAWRODIADI neuesten Datums, die sich aber wiederum ausschließlich cytologisch und theoretisch mit Keimzellen beschäftigen. (Vgl. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch. 1927, 1928; Jahrb. d. Weißruth. Univ. Minsk 1928, russisch.)

[2] Wir vermissen den Wurm zudem in der medizinischen und veterinären Helminthologie von H. A. BAYLIS (1) sowie auch bei D'ARCY W. THOMPSON: A Bibliography of Protozoa, Sponges, Coelenterata and Worms for 1861–1883. Cambridge 1885.

[3] Unmittelbar hängt das natürlich damit zusammen, daß *Cystoopsis* in Mitteleuropa nicht bekannt gewesen war. Der Parasit ist erst im Jahre 1928 durch den einen von uns (Dr. RAŠÍN) für das Donaubassin festgestellt worden.

us; given on authority of SCUDD, 1884a 90, who quotes from MARSCHALL«. Erst in dem nächsten Absatz wird das Genus richtig angeführt, aber auffallenderweise in Verbindung mit ZYKOW, 1902, was nomenklatorisch nicht richtig sein dürfte (23, S. 334).

Der Wurm ist im Jahre 1868 von NIKOLAUS WAGNER, damals Professor an der Universität St. Petersburg, entdeckt worden. Außer einer kurzen Mitteilung in den Protokollen einer Naturforscherversammlung in St. Petersburg (Die 1. Tagung russ. Naturf. u. Ärzte) unmittelbar nach der Entdeckung, hatte WAGNER erst nach Jahren wenige Zeilen und Figuren dem interessanten Wurm in seiner, für damalige Zeit ganz ausgezeichneten, lehrbuchartigen Publikation im Jahre 1887 gewidmet (18, S. 429, 430, Fig. 362). Diese kurze Schilderung ist später von ZYKOFF in Übersetzung, von den gleichen Figuren begleitet, im Biologischen Centralblatt wiederholt worden. — Nach dem Bekanntwerden des Parasiten in Rußland haben sich GRIMM, KESSLER und MELNIKOFF, unabhängig voneinander, in den Jahren 1870—1876 über denselben kurz geäußert. Im deutschen Sprachgebiet hatte RUD LEUCKART die WAGNERsche Entdeckung in seinem Jahresbericht über die niederen Tiere der Wissenschaft übermittelt (1869). Doch ist der auffallende Nematode in LEUCKARTS Parasitenwerk weder in der 1. Auflage, noch im Allgemeinen Teil der 2. Auflage unseres Wissens irgendwo genannt. Zur Infektionsfrage des Sterlets hatte sich im Jahre 1902 W. ZYKOFF geäußert, worauf wir noch zurückkommen. Historische Angaben mit neuen Beobachtungen sind sehr präzis vereinigt in einem Aufsatz von A. S. SKORIKOW vom Jahre 1903, woselbst ausgezeichnete Photographien des infizierten Sterlets beigefügt sind (13). Auf Grund eines von SKORIKOW eingesandten Materials konnte O. v. LINSTOW im Jahre 1904 einige neue Beobachtungen zur Anatomie des Weibchens und des Männchens publizieren (10).

Mit Ausnahme der Arbeiten ZYKOFFS und v. LINSTOWS (sowie des Referats von LEUCKART) wurde *Cystoopsis* stets in russischer Sprache behandelt. Der lehrreiche Aufsatz von SKORIKOW ist sogar in einer selbst für russische Wissenschaft wenig zugänglichen fischereitechnischen Zeitschrift erschienen, was uns unter anderem veranlaßt hatte, zwei Photographien nach SKORIKOW in dieser Zeitschrift zu publizieren.

In Anbetracht dieser spärlichen, zerstreuten bzw. schwer zugänglichen Mitteilungen über *Cystoopsis* möchten wir es nicht versäumen, unsre eigenen Erfahrungen zu dem höchst interessanten Thema hier kurz zusammenzustellen. Während eines gemeinsamen Aufenthalts an der Biologischen Wolga-Station in Saratow im Sommer und

Herbst 1928 haben wir — neben andern, von einem jeden von uns selbständig durchgeführten Arbeiten — es unternommen, vereint auf experimentellem Wege das unbekannte Problem der Infektion des Sterlets zu beleuchten. Unsre Experimente wurden von Glück begünstigt. In ausführlicher Weise berichten wir über den Hergang der Experimente, sowie über die von uns gezüchteten Larven im Zwischenwirt, in einer gemeinsamen Publikation in den »Arbeiten der Biol. Wolga-Station« (6)[1]. Hier entwerfen wir hingegen ein Gesamtbild vom Parasiten und von seiner Entwicklung, wobei wir aber bemerken müssen, daß dieser Darstellung kein erschöpfender, monographischer Charakter zukommen kann. Wir haben erst Anfang August 1928 unsre Aufmerk-

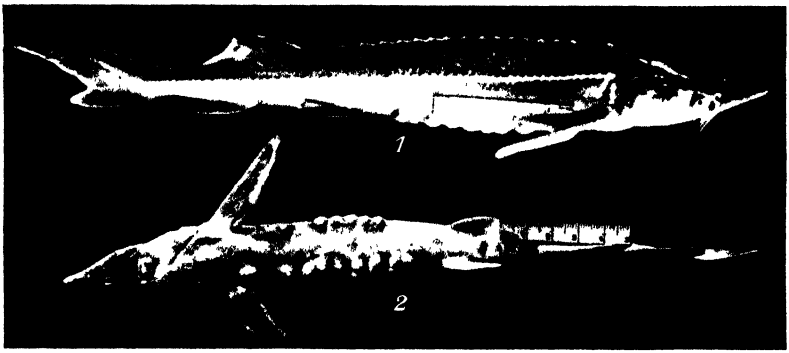


Abb. 1. *Acipenser ruthenus* L., aus der Wolga. Parasitenblasen am Bauch, seitliche und Bauchansicht. Verkleinert etwa 3 mal. (Zum Vergleich Centimetermaßstab, sichtbar.) Nach SKORIKOW.

samkeit dem Parasiten zugewandt, und am 23. September fand unser Aufenthalt in Saratow bereits sein Ende. — Auch an dieser Stelle möchten wir es nicht unterlassen, dem Direktor der Station, Herrn Prof. Dr. A. L. BEHNING, für alle uns freundlichst erwiesene Hilfe verbindlich zu danken.

Die äußeren Verhältnisse des Parasiten am Fisch konnten wir öfters beobachten, da im Sommer und Herbst 1928 ein großes Material an Sterlets[2] — zu andern parasitologischen Zwecken — durch unsre Hände ging. Über das Bild der Erkrankung am Fisch existieren eingehende Angaben von SKORIKOW. Von fünf von diesem Autor in einer photographischen Tafel zusammengestellten Abbildungen gestatten wir uns zwei in etwas verkleinertem Maßstab hier zu reproduzieren (Abb. 1).

[1] Im Druck befindlich.

[2] Es handelt sich demnach um *Acipenser ruthenus* L.

Man sieht die deutlich sich abhebenden Bläschen, sowohl in der seitlichen, wie in der Bauchlage des Fisches. Es handelt sich um Gebilde, die in der Haut, und zwar in der Cutis, gewöhnlich zwischen den Bauchschildchen, liegen und eine sphärische Auftreibung von gleichzeitig atrophierender Haut veranlassen. Unmittelbar um die Blase herum findet sich lokalisierte starke Cutiswucherung. Bei der Reife des Parasiten wird die bedeckende Haut an den Blasen ganz dünn, leicht zerreißbar und durchsichtig. Der Durchmesser der Blasen am Fisch erreicht im Maximum etwa 8 mm. Die Anordnung der Parasiten zwischen den Bauschschildchen ist die durchaus typische. Doch macht bereits Skorikow darauf aufmerksam, daß bei starker Infektion auch an andern Stellen des Körpers die Blasen zum Vorschein kommen. Der eine von uns (Dr. Rašín) konnte mehrmals die Existenz der Parasiten auch unter den Rückenschildern feststellen; im Gegensatz zu den in die Augen fallenden Bauchblasen sind die Parasiten in der Rückenlage außerlich gar nicht sichtbar; bei aufmerksamer Untersuchung schimmern die reifen Weibchen milchig durch die Schilder hindurch. Häufiger ist das Vorkommen der Würmer, bei starker Invasion, auch in der seitlichen Schildchenreihe, sowie in der unteren Körperseite des Fisches zu finden. Skorikow betont, daß namentlich junge Sterlets — maximal von etwa 22,5 cm Länge — der Infektion ausgesetzt sind. Der Prozentsatz der Infektion wird von Skorikow auf 27,4% angegeben. Dieser Prozentsatz wurde nach dem Material eines einzigen Nachtfanges (201 Stück Sterlets) berechnet. Uns scheint dieser Prozentsatz zu hoch zu sein. Da der Sterlet mit 13—15 Paar Bauchschildern versehen ist, so ergibt sich die Zahl der Blasen am Bauch als etwa 25, seltener werden höhere Zahlen wie 33, 35 usw. angetroffen. — Nach Literaturangaben wie nach eigener Erfahrung können wir mitteilen, daß der infizierte Sterlet seinen Marktwert in keiner Weise verliert; der subjektive Eindruck des erkrankten Fisches ist freilich eher ein widerwärtiger.

Sowohl Skorikow wie Bystritzki[1] betonen, daß die *Cystoopsis*-Infektion den Gesundheitszustand des Fisches nicht irgendwie merklich beeinflußt. Eine abweichende Ansicht hatte seinerzeit Zykoff vertreten. Wenn die Würmer volle Reife erlangen, platzt die in Atrophie begriffene abschließende Haut, und die reichlichen Geschlechtsprodukte werden ins Wasser entleert; die Wunde selbst verheilt, nach Bystritzki, verhältnismäßig leicht und rasch; es ist keine Seltenheit, vernarbte Blasen am Bauch anzutreffen.

[1] Die Angaben Bystritzkis kennen wir nur nach dem Bericht Skorikows.

In der blasenartig ausgehöhlten Haut sitzt nun jeweilen das Parasitenpärchen, ein Weibchen und ein Männchen, von äußerst dimorpher Gestaltung. Das Weibchen ist etwa erbsengroß, ovoid bis sphärisch, selbst also ein Bläschen, von zarter, durchsichtiger Haut umsponnen; an einem Punkt hängt an dieser Sphäre ein zarter, weißer Faden — das freie Vorderende des weiblichen Wurmes. Das viel kleinere Männchen ist schlauchförmig, äußerst unscheinbar; seine Länge macht viel weniger als die Hälfte des weiblichen Durchmessers aus. Die

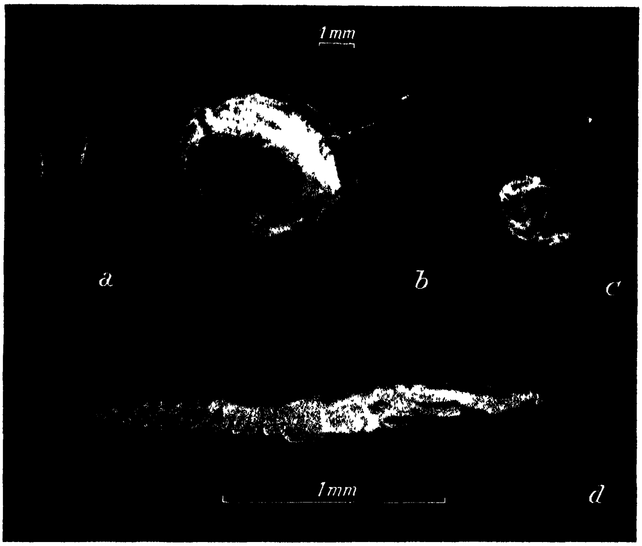


Abb. 2. Männchen und Weibchen aus den Blasen der Haut von *Acipenser ruthenus* L. herauspräpariert. a Männchen, b reifes Weibchen, c junges Weibchen (a, b, c gleich vergrößert), d Männchen, stärker vergrößert. Aufnahme der mit Alkohol-Benzol teilweise aufgehellten Präparate im auffallenden Lichte.

blasenartige Gestalt des Weibchens hatte den Entdecker, N. WAGNER, veranlaßt, sowohl den wissenschaftlichen Gattungsnamen zu wählen, wie auch den Wurm auf russisch »Pusyrewidka« zu bezeichnen, was etwa eben »Blasentierchen« heißt. Die Photographien Abb. 2, sowie das Habitusbild Abb. 3 nach einem Glyzerinpräparat, liefern in genügender Weise Aufschluß über den ganz eigenartigen Körper des Weibchens, dazu auch über das Verhältnis zum Männchen. Wir geben eine etwas eingehendere Schilderung des Weibchens und des Männchens.

Die Größe des Durchmessers der weiblichen Blase ist schwankend. Abgesehen davon, daß jüngere Tiere kleiner sind, ist das Maß bei einem derartig aberrant wachsenden Wurm kein sehr strenges Kriterium der

Species. Wechselnde Turgorverhältnisse, Beeinflussung durch das umgebende Hautgewebe und andres mehr ist alles mit im Spiele. Bei ovoider Gestalt beträgt der längere Durchmesser am reifen Wurm 4.5 bis 5 mm, doch sind auch größere Dimensionen zu verzeichnen. Desgleichen



Abb. 3. Reifes Weibchen aus der Hautblase herauspräpariert. Nach Glyzerinpräparat. Vergr. 18fach.

ist die Länge des freien, fadenförmigen Vorderkörpers nicht konstant. 3—5 mm bilden etwa die Regel. Der Durchmesser des Vorderkörpers macht 0,091 mm aus.

Wenn auch Stadien der Metamorphose im Fisch von uns nicht studiert worden sind, so unterliegt es auf Grund der Untersuchung des reifen Weibchens keinem Zweifel, daß die Körperhüllen des Wurmes im Bereich des hinteren Teiles eine Aufblähung erfahren und so die Grundlage des unförmlichen Blasentierchens abgeben. Unsrer Meinung nach hatte N. Wagner das Richtige getroffen, indem er mit wenigen

Worten eben in der genannten Weise die Entstehung des weiblichen Körpers präzisierte. Das Schema der Abb. 4, nach einem zerzupften Glyzerinpräparat entworfen, veranschaulicht diesen Bildungsmodus: es sind drei kardinale Bestandteile des Nematodenkörpers sichtbar:

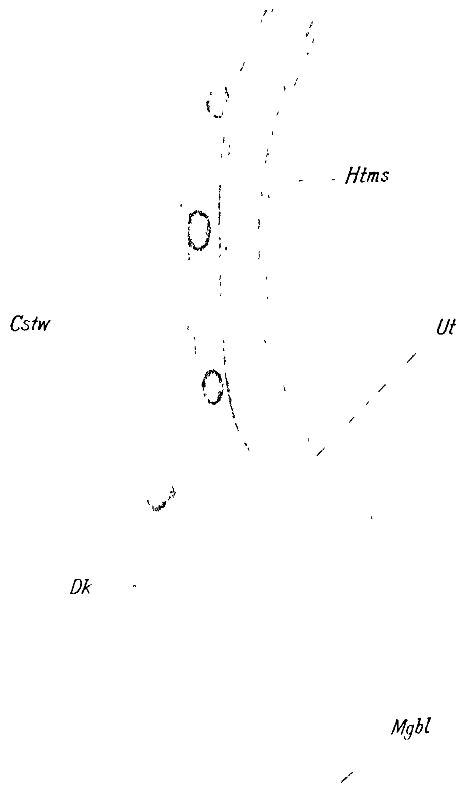


Abb. 4. Der Übergang des Vorderkörpers beim Weibchen in die Cyste. Halbschematisch. *Htms* Hautmuskelschlauch des Vorderkörpers, *Dk* Darmkanal, *Ut* Uterus, *Cstw* Cystenwand, *Mgbl* Magenblase. Vergr. 80fach.

die Körperhülle (d. h. Cuticula + Subcuticula + Muskelelemente), welche sich flächenhaft-sphärisch ausbreitet, das Darmrohr mit anhängender Magenblase und das Genitalrohr. Es mag hier besonders betont werden, daß bekanntlich bei manchen sehr aberranten Weibchen der Nematoden

aus Insekten die vom Typus abweichende Gestalt auf eine durchaus andre Art und Weise zustandekommt (siehe weiter unten).

Während die Körpercuticula im Umkreis der Blase durchaus glatt bleibt – ihre Dicke beträgt hier maximal etwa 0,006 mm —, läßt die Cuticula am freien Vorderende des weiblichen Wurmes winzige, stark lichtbrechende, papillen- bzw. stachelartige Differenzierungen erkennen, welche mit großer Regelmäßigkeit in transversalen Linien angeordnet

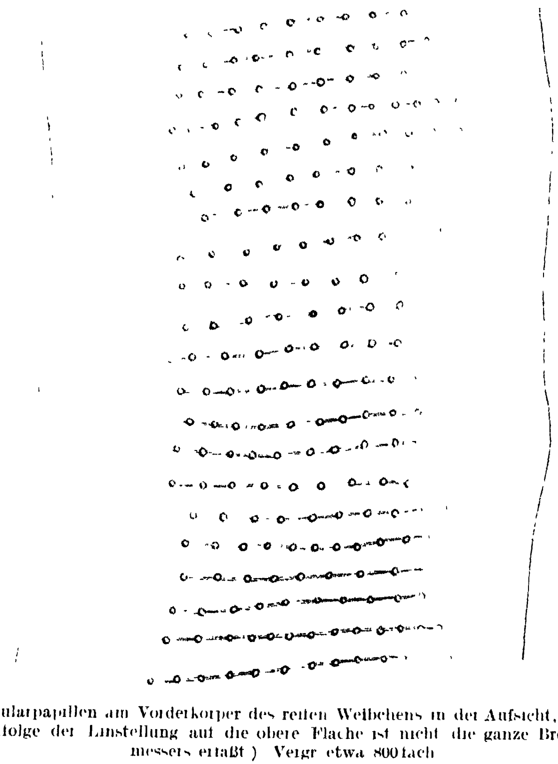


Abb. 5. Cuticularpapillen am Vorderkörper des reifen Weibchens in der Aufsicht, nach Glyzerinpräparat. (Infolge der Einstellung auf die obere Fläche ist nicht die ganze Breite des Durchmessers erfaßt.) Vergr. etwa 800fach.

erscheinen (Abb. 5); in einer Umkreislinie mögen etwa 80 vorhanden sein. Ihre größte Deutlichkeit erlangen sie in einer gewissen Entfernung vom Vorderende. Im speziellen: am äußersten Vorderende stehen sie in dichten Reihen, sind sehr klein und im ganzen wenig übersichtlich; erst in einer Entfernung von etwa 3–4 Wurmdicken vom Vorderende werden die Reihen deutlich, die Papillen groß (vgl. eben die Abb.); in dieser regelmäßig-einheitlichen Art und Weise sind die Papillen nur auf einer verhältnismäßig kurzen Strecke vertreten; weiterhin scheint ihre

Anordnung weniger regelmäßig zu sein. — Möglich, daß diesen Cuticulardifferenzierungen bei der Begattung der Würmer (beim Männchen fehlen sie) eine gewisse Funktion zukommt.

Das stumpf abgerundete Vorderende des Weibchens läßt einen Ringwall erkennen, dessen Durchmesser kleiner ist als der Körperdurchmesser. Auf diese Weise wird eine seichte Mundhöhle umgrenzt, innerhalb welcher, bei gewöhnlicher Lage des Wurmes, etwa sechs winzige, lichtbrechende, knopfartige Zähnchen mit einiger Mühe wahrnehmbar werden. Über die spezielle Anordnung dieser Zähnchen konnen wir hier nicht berichten. (Nicht bei einer jeden Konfiguration der Mundhöhle sind diese Zähnchen sichtbar; so konnten sie auch in Abb. 6 nicht zur Darstellung kommen.) Der stark muskulose Oesophagus zieht sich auf einer Strecke von etwa 0,476 mm hin. In das ösophageale Gewebe eingeschlossene Kerne werden sowohl vorn wie hinten beobachtet. Dieser Bau des Schlundes entspricht dem Typus, welcher bereits durch A. Schneider für *Oxyuris curvula* festgestellt wurde (Taf. 15, Abb. 1). Durch die stark entwickelte Vulva wird der Oesophagus zur Seite gedrängt. — Der sich anschließende Anfangsteil des Darmes weist auf einer Strecke, die mehr als zweimal die Oesophaguslänge übertrifft, einen sehr eigenartigen Bau auf (Abb. 7 und 8): große, plasmareiche Zellen, je mit einem bläschenförmigen Kern, schließen in der Längslinie, unge-

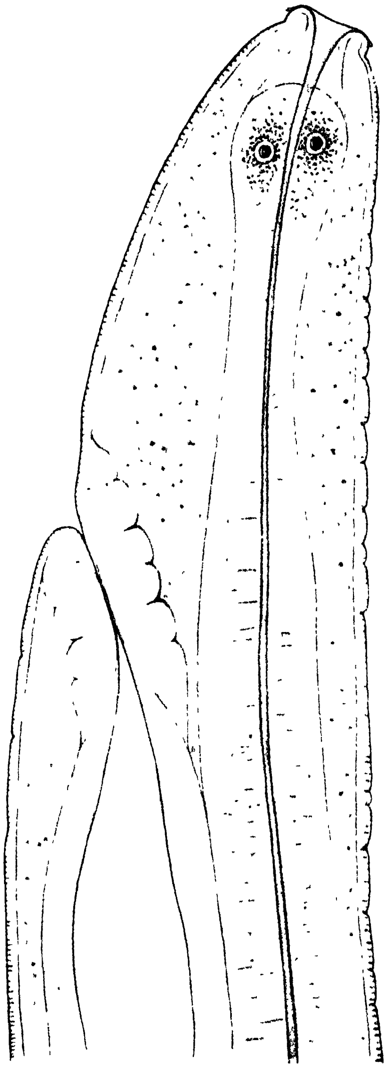


Abb 6 Das Vorderende des reifen Weibchens, mit Mund, Oesophagus Vulva Nach Glyzerinpraparat. Vergr. etwa 500 fach.

fähr alternierend, aneinander, so daß die äußere Begrenzung dieses Darmteils lauter Buckel aufweist. Es ist das gewiß der Darmabschnitt, der bei den Trichotracheliden schon den älteren Helminthologen durch sein »perlschnurartiges Aussehen« aufgefallen war (vgl. z. B. EBERTH, diese

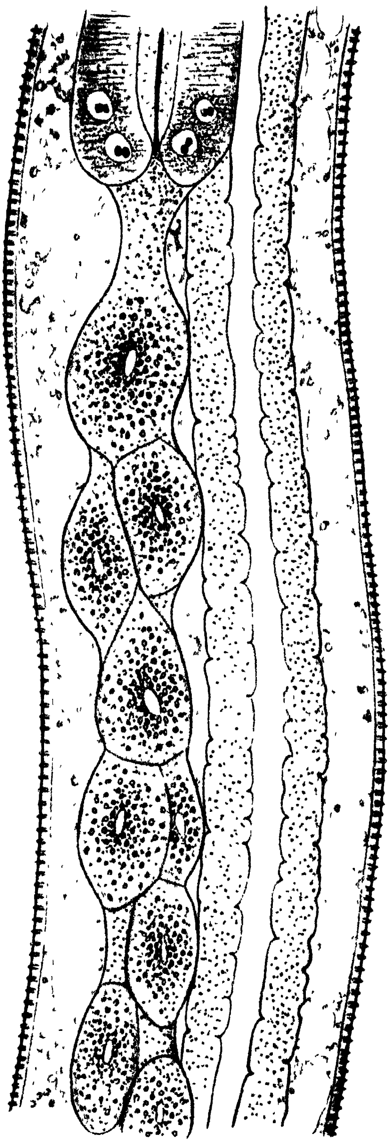


Abb. 7

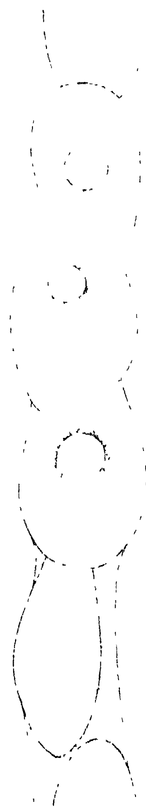


Abb. 8

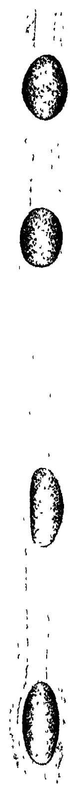
Abb. 7. Fragment aus dem Vorderkörper des reifen Weibchens, Hinterende des Oesophagus, Anfangsteil des Darmes, Uterus. Nach Glyzerinpräparat. Vergr. 475fach.

Abb. 8. Ein Stück vom Anfangsteil des Darmes eines reifen Weibchens. Das capillare Lumen bleibt in der Aufsicht unsichtbar. Nach Glyzerinpräparat. Vergr. 330fach.

Zeitschrift, Bd. 10, 1860. Beiträge zur Anatomie und Physiologie des *Trichocephalus dispar*, Taf. 18; A. SCHNEIDER 12, Taf. 15, Fig. 8, bezieht sich auf *Trichocephalus affinis*, »ein Stück der zweiten Abteilung des Oesophagus«). Eingehender hatte R. LEUCKART diesen Teil des Vorderdarmes geschildert (8, S. 51 ff.). An gut aufgehellten Glyzerinpräparaten kann man in geeigneten Fällen ein feines capillares Rohr innerhalb der Zellenreihe nachweisen (vgl. dazu auch die Abb. 17 beim Männchen). Wir möchten den besprochenen Teil nicht dem Oesophagus, vielmehr wie gesagt dem vorderen Darmabschnitt als besonders differenzierten, drüsigen Teil zuzählen. So ist auch die Grenze zwischen dem wahren Oesophagus und dem diskutierten Darmteil sehr scharf ausgeprägt; wohingegen dieser letztere wiederum ohne deutliche Markierung in den eigentlichen darauf folgenden Darm allmählich übergeht.

Nachtrag. In der Interpretation dieser Gebilde sind wir nicht einig: J. hält sie für Kerne, R. für Zellen. Weitere selbständige Untersuchungen Dr. R. sind im Gange.

Im weiteren Verlauf, sowohl innerhalb des Vorderkörpers wie namentlich nach Eintritt in die Cyste, ist der Darmkanal wiederum sehr eigenartig. Er wird zu einem dünnen Rohr mit relativ dicker zelliger Wandung und mit capillaren Lumen: innerhalb der Wand finden sich — außer den kleinen, reichlich vorhandenen Kernen — riesige, länglich-ovale Kerne in beschränkter Anzahl, verteilt in Abständen von je etwa 0,189 mm voneinander (Abb. 9). Sie fallen sofort in die Augen und verleihen dem Darmrohr den Charakter eines knötchenbesetzten Stranges. Die Kerne sind von außerordentlich dichter granulöser Struktur (Abb. 10); ein Nucleolus läßt sich nur da und dort mit Mühe wahrnehmen; sie speichern Alauncarmin auf. Dieses Vorkommen von anscheinend selbständigen Kernen ist wohl nur so zu deuten, daß innerhalb des Darm-


Abb. 9

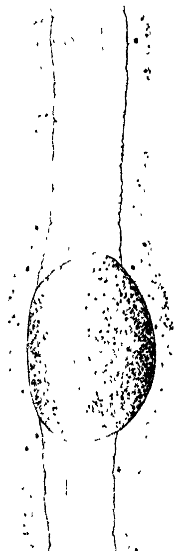

Abb. 10

Abb. 9. Ein Stück vom eigentlichen Darmkanal des Weibchens. Capillares Lumen. Die großen Kerne (einem Syncytium zugehörig?) Nach Glyzerinpräparat. Vergr. etwa 100fach. Abb. 10. Ein kleines Fragment vom Darmkanal der Abb. 9. Capillares Lumen. Ein großer Kern, mehrere kleine Kerne des Wandepithels. Nach Glyzerinpräparat. Vergr. etwa 500fach.

rohrs, abgesehen von der Darmwand, sich ein schwer nachweisbares syncytiales System[1] ausbreitet, dem eben die großen Kerne zugehören. Der längere Durchmesser der Kerne beträgt 0,055—0,071 mm. Ein flüchtiger Blick auf zerzupften Wirrwarr von Röhren in der Cyste kann leicht zu einer irrtümlichen Auffassung führen, es handelte sich um einen Teil der Genitalröhre, mit jungen Eiern gefüllt. — Die innerhalb der Cyste verlaufende Partie des wie geschildert beschaffenen Darmes nimmt vorwiegend ganz geradlinigen Verlauf; auf dem kürzesten Wege erreicht hier der Darmkanal die Magenblase (Abb. 4). — Die alte Angabe von N. Wagner, daß der Darm mit einer Blase endet, können wir bestätigen. Es ist ziemlich schwer, die Magenblase unversehrt zu Gesicht zu bekommen[2]; sie ist eben umsponnen von den überaus reichen Windungen der Geschlechtsröhre. Die Größe der Blase ist beträchtlich; der Durchmesser erreicht 3 mm und darüber hinaus. Die Wand dieser Blase ist außerordentlich fein, gänzlich ohne Muskelelemente; der histologische Bau ist ähnlich, aber nicht identisch, wie an der Magenwand des Männchens. Die äußere Begrenzung wird durch feinen Cuticularsaum gebildet. Darunter liegen in einer Schicht überaus flache epitheliale Zellen von polygonalem Charakter (Abb. 11). Die Zellen sind sehr verschieden groß, was wohl mit der Ausbildung von Curvaturen zusammenhängt. Im lebenden Zustand sind die Magenzellen über und über mit stark lichtbrechenden Körnchen gefüllt, weshalb die Wand ein wenig getrübt erscheint. Die Farbe am Leben ist grell gelb, wie etwa das Fett des Wirtsfisches[3]. Im Canadabalsampräparat verschwinden die Körnchen beinahe gänzlich; dafür wird das Plasma reich vacuolisiert. Die Größe der Kerne variiert mit jener der Zellen. Der Durchmesser der Zellen schwankt zwischen 0,031—0,011 mm. Der röhrchenförmige Darm mündet ohne allen Übergang in die Blase ein; an dieser Stelle entsteht, infolge von Spannungsverhältnissen, eine gut sichtbare radiäre Struktur der Wand (Abb. 4). Eben die specifische Struktur läßt auch abgerissene Fetzen der Magenblase von der allge-

[1] Aller Wahrscheinlichkeit nach dürfte es sich um eine Einrichtung drusiger Natur handeln. Vergleichsmomente betreffs von zum Teil ganz riesigen Drusenzellen am Vorderdarm liegen nach O. zur Strassen für *Ichthyonema* sowie für *Dracunculus* vor. Ganz neuerdings (Zusatz bei der Korrektur) wurden diese Verhältnisse noch einmal von M. B. Mirza untersucht (Beiträge zur Kenntnis des Baues von *Dracunculus medinensis*, Zeitschr. f. Parasitenkunde, Bd. 2, Heft 2, 1929). Man vergleiche auch den Bau der »schlauchförmigen« Verlängerung des Oesophagus bei *Mermis nigrescens* nach A. Schneider (12, Taf. 15, Fig. 10).

[2] Im konservierten Zustand; am Leben leicht.

[3] Diese gelbe Farbe kommt öfters auch *Amphilina* zu.

meinen Cystenumhüllung unterscheiden; Nahrungsbestandteile lassen sich sowohl im lebenden wie auch im fixierten Magen (auf Schnitten) auffinden; es ist das ein dichtes Pulver von Detritus.

Das centrale Nervensystem ist beim Weibchen (im Gegensatz zum Männchen) nicht ohne weiteres sichtbar. Es liegt an der Stelle, wo das Vorderende des Oesophagus eine halsartige Einschnürung aufweist (vgl. da-

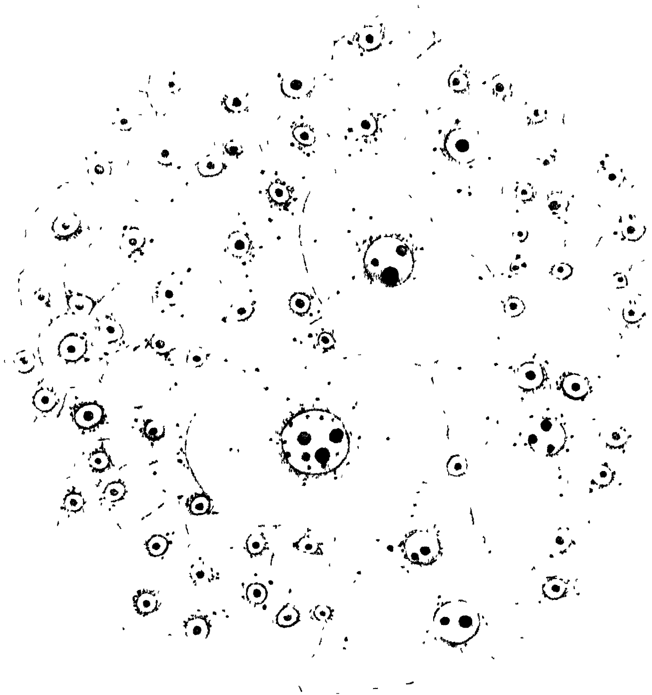


Abb. 11. Ein Stück von der Magenblasenwand des Weibchens in der Aufsicht. Nach Alaunkarminpräparat. Vergr. etwa 100fach.

zu Abb. 6). — Die Muskulatur ist schwach entwickelt und der ganze freie Vorderkörper des Weibchens macht den Eindruck eines hinfälligen, überaus leicht biegsamen Fadens. Der Durchmesser des Vorderkörpers beträgt terminal 0,107 mm oder auch weniger, am Cystenübergang 0,238 mm.

Der Übergang des fadenförmigen Vorderkörpers in die Cyste[1] gestaltet sich in der Weise, daß die Hautbedeckung des Wurmes, welche unmittelbar vor der Vereinigungsstelle dick und unregelmäßig gewulstet

[1] Der Ausdruck »Cyste« ist hier im Sinne der Körperwand des Wurmes gemeint, auf jeden Fall nicht im pathologischen Sinne.

erscheint, sich, wie schon gesagt, sphärisch als Cystenwand ausbreitet, wohingegen Darm und Uterus in das breite Lumen der Cyste hineingeraten. An dieser Stelle ist der Dickendurchmesser des Uterus beinahe doppelt so groß wie derjenige des Darmes (vgl. auch Abb. 4). Bezüglich des Uterus ist zu sagen, daß derselbe ein starkes Rohr bildet mit gewöhnlicher cellularer Umkleidung und mit sehr deutlichem Lumen. Der so beschaffene Uterus senkt sich in das Lumen der Blase

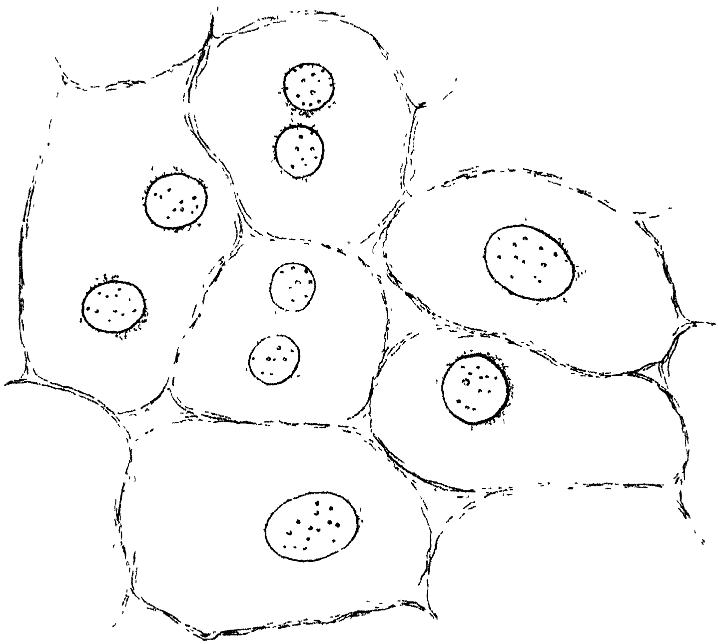


Abb. 12. Die Cystenwand eines reifen Weibchens in der Aufsicht, Plattenepithel, Muskelfasern. Nach Glyzerinpräparat Vergr. 400fach.

ein und laßt sich hier auf einer bedeutenden Strecke verfolgen. Dieses dickwandige, auch mit feinen Muskelelementen versehene Uterinrohr kann im geeigneten Präparat, in seinen mehrfachen Windungen, innerhalb der Blase mit dem Auge auf einer Distanz bemerkt werden, welche die Länge des freien Vorderkörpers etwa zweifach übertrifft. Der Durchmesser des Uterus beträgt hier 0,126 mm, derjenige des Uterinlumens 0,056 mm. Die Wandung des Uterus wird distal immer dünner und hinfälliger, das Lumen demnach umfangreicher. Auf diesem gesamten Weg, der sich sehr gut rückschreitend analysieren läßt, erweist sich der Uterus als vollkommen frei von Eiern (siehe auch weiter unten). Das

Innere der Blase ist von einer durchsichtigen farblosen Flüssigkeit erfüllt, welche dem Tierchen den nötigen Turgor verleiht. — Vergleichsweise sei betont, daß ein »Füllgewebe« bei aberranten, reifen, parasitischen Weibchen (wie bei *Allantonema* und anderen, siehe G. WÜLKER, 20, S. 450, 451) im vorliegenden Fall vollständig fehlt.

Die Cystenwand besteht aus einer ziemlich dicken (bis 0,006 mm) Cuticula, deren äußere Begrenzung glatt und strukturlos ist, aus einer deutlichen Plattenepithelschicht der Haut, sowie aus darunterliegenden verkreuzten Muskelfäserchen. Die Epithelschicht läßt sich sehr hübsch im Glyzerinpräparat beobachten, sowohl im optischen Schnitt (Abb. 13), wie auch in flächenhafter Aufsicht (Abb. 12). Die plasmareichen, polygonalen, mit deutlichen Kernen versehenen Zellen bieten ein Bild, wie es sonst normal in der Nematodenhistologie wohl selten anzutreffen ist.

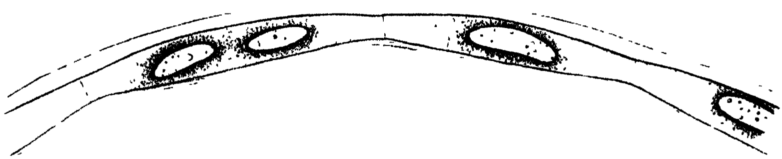


Abb. 13. Das gleiche wie in Abb. 9, im optischen Schnitt. Cuticula der Cyste, Epithelzellen, Muskelfasern. Vergr. 400fach.

Infolge der sehr geringen Dicke erscheinen die Zellen bei der Aufsicht durchsichtig. Bemerkenswert ist, daß die Kerne in Ein- und Zweizahl angetroffen werden, wohl in Abhängigkeit mit der Zellenvermehrung und Wachstum der Cyste. So schwankt auch die Größe der rundlich-ovalen Kerne in ziemlich weiten Grenzen, nämlich zwischen 0,013 und 0,029 mm. Das eben Gesagte gilt im besonderen für jüngere Individuen.

Sehr feine Muskelfaserchen verteilen sich unterhalb der Epithelzellen, und zwar ordnen sie sich mit besonderer Vorliebe längs der Zellengrenzen. Während die Zellengrenzen in diesem Plattenepithel an sich nur schwer wahrzunehmen sind, so werden sie doch im Gesamtbild, eben infolge der Anordnung von Fasern, ohne weiteres kenntlich (vgl. Abb. 12). Soviel wir feststellen konnten, umgrenzt die dargestellte Hülle[1] die Cyste vollkommen, ohne irgendwo eine Öffnung zu belassen.

[1] Es dürfte nicht überflüssig sein, auf die große Übereinstimmung hinzuweisen, welche in der Zusammensetzung der Körperbedeckung aus Zellen in unserem Fall mit jener bei weiblichen parasitierenden *Tylenchus*-Arten besteht. Das resultiert aus der neuesten Publikation von G. FUCHS, Die Parasiten einiger Rüssel- und Borkenkäfer (Zeitschr. f. Parasitenkunde, Bd. 2, Heft 2, 1929), die wir während der Korrektur zu Gesicht bekommen (vgl. Abb. 7, 8a und b, S. 255, 256).

Die weiblichen Genitalorgane werden durch eine einzige, außerordentlich lange Geschlechtsröhre gebildet, welche schließlich im Vorderkörper in eine Vagina und Vulva übergeht. Der Querschnitt des Geschlechtskanals bzw. -schlauches ist in den einzelnen Abschnitten ein sehr verschiedener. Ein Blick auf die mit großer Genauigkeit entworfene Abb. 3 mag das bestätigen. Bereits N. WAGNER hatte richtig angegeben, daß die kardinalen, von ihm unterschiedenen drei Abschnitte der Genitalröhre durch Einschnürungen voneinander abgegrenzt werden. In der Tat lassen sich immer im Verlauf der überaus langen Röhre zwei typische auffallende Strecken beobachten — auch durch speziellen Bau der Wand charakterisiert —, die als Grenzstücke für drei Abschnitte der Genitalröhre anzusprechen sind. Im lebendfrischen Material sind nur diese Abgrenzungen zu finden. An Präparaten hingegen werden außerdem noch Einschnürungen verschiedener Art und Varicositäten im Verlauf der ganz überaus langen Röhre mehrfach und in unregelmäßiger Art und Weise gebildet; sie sind aber keine Marksteine. Die wesentlichen drei Abschnitte der Röhre — Keimschlauch, Oviduct, Uterus — werden, außer durch die Zwischenstrecken, markiert durch: die Größe des Querschnittes, die Beschaffenheit der Röhrenhülle und den Inhalt. Im Glyzerinpräparat fallen diese Abschnitte auch auf infolge sehr abweichender Färbung des Schlauches als Ganzes in den einzelnen Partien. Am frischen Material erscheint das ganze Rohr in einzelnen Abschnitten verschieden stark milchweiß. — Bei zunehmendem Alter, was mit der Eierproduktion zusammenfällt, wird das Rohr immer länger. Die mächtig lange Genitalröhre findet in der Cyste nur unter Bildung von sehr zahlreichen Windungen ihren Platz; der Verlauf der Windungen entbehrt naturgemäß nicht einer gewissen Regelmäßigkeit; so sei unter anderem genannt, daß an bestimmten Punkten des Cystenraumes jeweilen eine ganze Anzahl von Abschnitten parallelen Verlauf nehmen, was aus der Abb. 3 deutlich zu ersehen ist. — Der blind endigende Keimschlauch (das Ovarium) besitzt eine feine, durchaus durchsichtige Hülle mit schwer oder kaum nachweisbaren Epithelzellen; er ist sehr dicht gefüllt mit rundlichen Eizellen, welchen in ihrer Gesamtheit (im Glyzerinpräparat) eine braune Farbe zukommt; der Querschnitt ist beträchtlich, aber doch nicht maximal.

Der Ovarialschlauch[1] nimmt eine recht beträchtliche Strecke in Anspruch. — Es schließt sich der erste eingeengte Abschnitt an, mit ziemlich dicker Wandung, durch welchen die Eizellen (ohne Schale) einzeln

[1] Abbildung eines Fragments vom Ovarialquerschnitt findet sich bei MAWRODIADI (l. c., Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch., Bd. 15, S. 60, Abb. 2).

durchschlüpfen müssen; es ist sehr wahrscheinlich, daß hier eben die Befruchtung stattfindet. — Dem darauffolgenden Oviduct kommt auf einer bestimmten, ziemlich langen Strecke eine epitheliale Wandung zu, die geradezu schematische Einfachheit in ihrem Bau aufweist. Fasern scheinen zu fehlen; die Wand besteht aus sehr regelmäßig aneinanderschließenden polygonalen Zellen eines Plattenepithels, die sehr plasmareich sind, eine ziemliche Dicke aufweisen und je mit einem kleinen, rundlichen Kern versehen sind. Infolge granulierter Zellenbeschaffenheit verliert die Oviductwandung immer mehr an Durchsichtigkeit. Unwillkürlich drängt sich der Vergleich auf mit dem ebenfalls außerordentlich regelmäßig entwickelten Epithel an dem so höchst merkwürdigen Genitalschlauch von *Sphaerularia bombi* nach der bekannten LEUCKARTschen Abbildung, wie übrigens auch nach der älteren Darstellung von A. SCHNEIDER (12, Taf. 21, Fig. 6). Wir verzichten auf die Reproduktion dieses geradezu idealen Plattenepithels, um unsre Publikation mit Bildern nicht zu überladen. Dieser saftstrotzenden epithelialen Wandung kommt ohne Zweifel secretorische Bedeutung zu, im Zusammenhang mit den sich in unzählbaren Mengen formenden Eiern. In diesen Abschnitt ungefähr fällt auch das Maximum des Querdurchmessers der ganzen Röhre. Im ersten Teil des Eileiters entwickelt sich die Eihülle, und es wird der Embryo gebildet. Die Eier füllen das Lumen, dicht aneinandergedrängt, vollständig aus (mehrere Eier nebeneinander im Querschnitt). Im zweiten Teil des Eileiters beobachtet man zwischen den Eiern eine Kittmasse von fadiger Struktur, welche wahrscheinlich von den Wandzellen herstammt. — Durch den zweiten der oben genannten zwei verengten Abschnitte werden die verkitteten Eier in Form eines schmalen Bändchens — höchstens einige wenige Eier nebeneinander — durchgepreßt. Nach und nach verliert sich der schematische Bau der Wandung. Sie wird wiederum dünn und anscheinend strukturlos. Schließlich, auf überaus weiten Strecken, haben wir es eigentlich mit einem Uterinfaden zu tun: die schon fertig beschalten, embryonenhaltigen Eier sind dicht und regellos aneinandergekittet in Form eines Fadens; es liegt nicht mehr ein loser Inhalt vor, vielmehr ein fadenartiges Konglomerat, an dessen Zustandekommen reife Eier, Fädchen aller Art und Substanzmassen, alles miteinander verklebt, Anteil nehmen. Der so entstandene Eierstrang besitzt im Grunde spiralige Struktur, die aber durch sehr dichtes Aneinanderpressen der Windungen schwer kenntlich werden kann. Die Umrisse des Stranges selbst sind unregelmäßig zackig. Bald füllt der dichtgedrängte Strang das ganze Lumen des durchsichtigen Uterus aus (Quer-

schnitt etwa 0.325 mm), bald nimmt er nur dessen centrale Achse ein. An verletzten Teilen, im lebendfrischen Zustand, läßt sich der Eierstrang, der im Uterus gleitet, herauspressen, als ein selbständiges Gebilde[1]. Dieser charakteristische, wie gesagt sehr lange und vielfach gewundene Uterinfaden steht schließlich in Verbindung mit dem typischen Uterinrohr, wie wir es aus dem Vorderende des Wurmes her kennen. Ohne merkliche Grenze schließt sich die Vagina und die Vulva an; beiden kommt ein stark muskulöser Charakter zu. Der ansehnliche Genitalporus liegt ganz vorn, eine kurze Strecke hinter der Mundöffnung (0,119 mm); die gesamte Anordnung ist in der Abb. 8 gut sichtbar.

Trotz der ganz enormen Eierproduktion haben wir in dem muskulösen Vorderteil des Uterus niemals Eier beobachtet.

Ungeachtet dessen, daß Vulva und Vagina durchaus normal entwickelt sind, dürfte die Beförderung der beschalten, embryonenhaltigen Eier aus dem Körper nach außen nicht normal durch den Genitalporus erfolgen. Nach dieser Auffassung würde dem Genitalporus ausschließlich die Funktion der Spermaaufnahme zufallen; möglich, daß der muskulöse Anfangsteil des Uterus eben als eine mächtige Saugpumpe für den weiten Weg der wohl unbeweglichen Spermatozoen zu dienen hat.

Die normale Eierabgabe durch den Genitalporus ist unsrer Ansicht nach durch die gesamte Organisation des *Cystoopsis*-Weibchens modifiziert worden: die Cyste des Wurmes und ihre sie umspannende, immer dünner werdende Haut des Sterlets an jener Stelle bersten in einem gegebenen Moment, und die Uterinschnüre mit embryonierten Eiern gelangen in das umgebende Wasser (vgl. auch Skorikow, Bystritzki).

Es lassen sich da und dort im Genitalweg recht gut Entwicklungsstadien der Eier bis zur Eischalenbildung beobachten. Dieselben entsprechen auffallenderweise durchaus dem Entwicklungstypus, welcher seinerzeit schon durch R. Leuckart für *Trichocephalus dispar* (= *Trichuris trichiura*) in der 1. Auflage des Parasitenwerkes, Bd. 2, S. 491, Fig. 275, geschildert worden war. Auf Einzelheiten können wir hier nicht eingehen.

Das reife embryonierte Ei ist von sehr charakteristischer Gestalt, es entspricht eben dem bekannten Trichuroideentypus der Eier (Abb. 11). Die resistente eigentliche Eischale mißt 0,046 mm im längeren Durchmesser; an den beiden Polen lassen sich die kennzeichnenden Zäpfchen feststellen, welche im lebenden Zustand lichtbrechend sind.

[1] In einem gewissen Sinne laßt sich dieser Eierstrang mit dem »Egg-string« bei *Strongyloides orocinctus* nach B. H. Ransom vergleichen (The Nematodes Parasitic in the alimentary tract of cattle etc. Washington 1911).

Diese Zäpfchen eben unterliegen der Auflösung durch die Darmsäfte des wirbellosen Zwischenwirts. Nach außen folgt noch eine feine membranöse Hülle, ohne jegliche Differenzierung. Beide Hüllen sind vollkommen durchsichtig und lassen im Inneren den stattlichen, zusammengekrümmten, vorn mit einem feinen Stachel versehenen Embryo erkennen. Die Art und Weise, wie der Embryo in der Eischale sich in Schleifen legt, ist nicht immer konstant. - Der Wurm ist als ovovivipar zu bezeichnen.

Es braucht kaum hinzugefügt zu werden, daß dem reifen Weibchen nach vorhergegangener aktiver Wanderung als noch unbekanntes Jugendstadium — von seiner Lokalisation in der Hautblase an eine eigentliche Ortsbewegung abgeht. Dagegen lassen sich im lebenden Zustand ununterbrochene Bewegungen am Vorderkörper beobachten. Auch kommen dem blasenartigen Hinterkörper regelmäßige »peristaltische« Kontraktionen zu; selbst an Fetzen isolierter Cystenwand lassen sich noch Kontraktionen verfolgen. Das fadenförmige Vorderende mag, namentlich im Zusammenhang mit dem Copulationsvorgang, tastende Bewegungen ausführen.

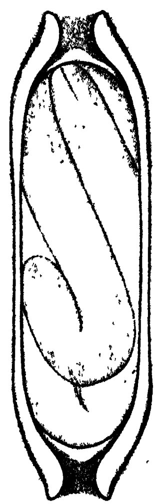
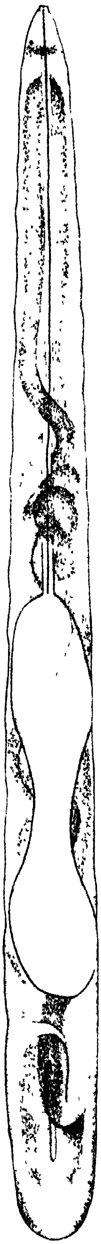


Abb 14 Das reife Ei. Am Vorderende des Embryo ist der Stachel sichtbar. Nach Glyzerinpräparat. Vergr. 1300fach.

Das im Verhältnis zum Weibchen winzige Männchen ist ungefähr stäbchen- bis schlauchförmig. Seine Länge beträgt etwa 3 3,2 mm, manchmal weniger (vgl. Abb. 2). Der Körper ist in typischer Form hinten etwas breiter als vorn, dort stärker abgerundet als hier (Abb. 15). Die glatte Cuticula, ohne äußere Differenzierungen, ist, wie der darunter gelegene feine Hautmuskelschlauch, vollkommen durchsichtig, so daß die innere Organisation, zumal am Glyzerinpräparat, mit Leichtigkeit wahrgenommen werden kann. Die Mundöffnung ist, wie beim Weibchen, von einem vorragenden Ringswall umgeben. Der Darmkanal endet blindgeschlossen, er besteht aus drei differenten Abschnitten und läßt nur etwa das letzte Fünftel des Körpers frei. Der muskulöse Oesophagus hat ungefähr den gleichen Bau wie beim Weibchen; auffallend ist es noch, daß die cuticulare Auskleidung des Oesophagus im distalen Teil auf einer beträchtlichen Strecke zu einer lichtbrechenden korkzieherartigen Bildung sich zusammenlegt, was in der Abb. 16, infolge von zu schwacher Vergrößerung, nicht zur Darstellung gelangen konnte. Von



außen liegen dem Oesophagus da und dort besondere, flachgedrückte Zellen an. Auf den Oesophagus folgt der zellenreiche vordere Darmabschnitt, der wiederum in seiner Textur an die Verhältnisse beim Weibchen erinnert. Wie dort, kommt diesem Abschnitt ein capillares Lumen zu, was wir in der Abb. 17 darstellen. — Dieser Anfangsdarm erweitert sich schließlich zu einem blinden, sackartigen, voluminosen letzten Darmabschnitt. Der blinde Magenschlauch zeigt die deutliche Tendenz, durch eine Einschnürung in der Mitte Biskuitform anzunehmen. Einen geformten Inhalt konnten wir nicht feststellen. Die Wandung des Blindschlauches weist einen ganz anderen histologischen Bau auf, als diejenige des vorderen Darmabschnitts. Die feinen, polygonalen, flächenhaft ausgebreiteten Epithelzellen scheinen besondere, kleinkörnige, unregelmäßig gestaltete Einschlüsse zu führen; auch in der Farbe ist der Magen vom Darmkanal unterschieden, am Leben ist die Farbe gelblich.

Vorn überquert den Oesophagus die deutliche Nervencommissur (oder -ring?, siehe Abb. 15 und 16). — Unter der Subcuticula lassen sich feine Längsmuskelzüge wahrnehmen.

Die Genitalröhre bildet einen Schlauch von beträchtlichem Durchmesser, der in seiner ganzen Ausdehnung prall mit Produkten gefüllt erscheint und einige typische Windungen im Körper beschreibt. Charakteristisch ist eine nach vorn sich vorschiebende Schleife der Hodenröhre bzw. des Samenleiters; sie kann verschieden weit sich dem Vorderende nähern (vgl. die Abb. 15 mit 16). Der Genitalporus liegt hinten terminal. Eine Cloake fehlt im Zusammenhang mit dem oben Gesagten. Am Porus beobachtet man öfters ein glashelles, mit einer inneren Capillare versehenes, etwas asymmetrisch gestaltetes Stäbchen hervorragen, das wohl als Penisscheide zu bezeichnen ist (Abb. 18). Das Gebilde ist in eine lange Tasche zurückziehbar und mit einem ganzen Bündel feiner langer Retractoren versehen. O. v. LINSTOW schreibt darüber: »Hinten endigt der Hoden mit einem Rohr, das 0,016 mm weit

Abb. 15. Reifes Männchen, aus der Hautblase befreit. Hinter der Körpermitte deutlich die bisquitförmige Magenblase sichtbar; Schlingen des Hodenschlauches bzw. Samenleiters. Nach Glyzerinpräparat. Vergr. 54fach

heraussieht und 0,010 mm breit ist; es ist nicht als Cirrus oder Spiculum, sondern als Penis zu bezeichnen« (10, S. 298). Am geeigneten Material kann man im Leben die Vorstülpung des Penis in drei Phasen beobachten. Die erste Phase entspricht dem Zustand in Abb. 18. Darauf wird die cuticulare Scheide viel weiter hinausgestreckt, aus ihr wiederum stülpt

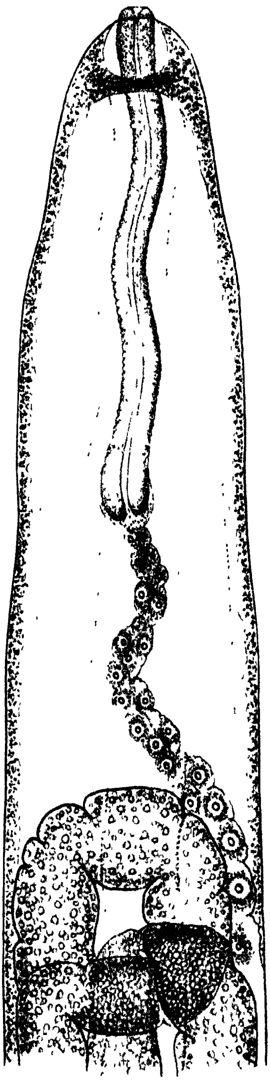


Abb. 16.



Abb. 17.

Abb. 16. Das Vorderende eines reifen Männchens Hautmuskelschlauch; Nervensystem; Oesophagus; Anfangsteil des Darmes, Schlingen des Hodenschlauches. Nach Glyzerinpräparat. Vergr. 140fach.

Abb. 17. Ein Stück von dem drüsigen Vorderteil des Darmes beim Männchen. Capillares Rohr sichtbar. Vergr. etwa 400fach.

sich ein spitz endigender Penis vor; diese Teile liegen alle einstweilen in einer Linie, der Längsrichtung entsprechend. In der dritten Phase



Abb. 18. Das Hinterende eines reifen Männchens. Die schwach hinausgeschobene Penisscheide; Penistasche, Retractoren; Samenleiter mit Spermatozoen. Nach Glyzerinpräparat. Vergr. 200fach

nun (Abb. 19 gegenüber lebendem Zustand wohl übertrieben) erfolgt eine sehr charakteristische Krümmung des Endabschnitts des Penis; man



Abb. 19. Das Hinterende des Männchens mit dem ausgestülpten und gekrümmten (physiologisch) Penis. Nach Glyzerinpräparat. Vergr. etwa 225fach.

gewinnt den Eindruck, daß bei diesem Vorgang die eine Flanke der cuticularen Scheide, nämlich die kürzere, als Widerlager dient, die andere

Flanke hingegen, die längere, dem Endteil eine gewisse Versteitung erteilt. Die Krümmung kann noch weiter gehen, als es in der Abbildung dargestellt ist, so daß der Endteil mit der Basis einen nach vorn geöffneten spitzen Winkel bildet. Einen äußerst feinen inneren Kanal im Penis kann man am Endteil nur mit Mühe und nur stellenweise wahrnehmen. Bemerkenswert erscheint die dornartige Spitze des Penis. Der Penis steht mit dem Samenleiter in Verbindung; seine Struktur ist eine zellige bzw. syncytiale. Die in großen Mengen im Samenschlauch angehäuften Spermatozoen sind rundlich, ohne besonders auffallende Merkmale, von etwa 0,004 mm im Durchmesser. - Den Zustand der Copula haben wir nicht beobachtet; es sind wohl aber in der abgeschlossenen Hautcyste alle Bedingungen fur eine solche realisiert. Bei der festen Verankerung der Geschlechter umschlingt sehr wahrscheinlich der weibliche lange, mit Cuticularpapillen versehene Vorderkörper das Männchen. — Beim Männchen kann man im Leben Bewegungen beobachten; es kommen Krümmungen des Vorderkörpers von beinahe 180° vor. —

Bis zu unserem entscheidenden Infektionsexperiment vom Anfang August 1928 war die Frage, auf welche Weise der Sterlet den geschilderten Nematodenparasiten aquiriert, in völliges Dunkel gehüllt. Nur Vermutungen haben in dieser Hinsicht vorgelegen. Der Entdecker des Parasiten, N. Wagner, hatte in seiner Schilderung, nachdem er die Lage der Würmer am Bauch in der Haut präzisiert, sich wie folgt geäußert: »der Wurm gerat dorthin sehr wahrscheinlich aus dem Schlamme« (19, S. 429). Viel bestimmter hatte seine Vermutungen Zykoff im Jahre 1902 ausgesprochen, obschon sein Gedanke einer experimentellen Grundlage entbehrte. Zykoff war es aufgefallen, daß *Simulium*-Larven (wenigstens in gewissen Monaten) die Hauptnahrung des Sterlets bilden. »Deswegen denke ich, daß wir in der *Simulia*-Larve den Zwischenwirt des *Cystoopsis acipenseri* sehen müssen« (23, S. 233). Das massenhafte Vorkommen dieser Kriebelmückenlarven im Überschwemmungsgebiet der Wolga im Frühjahr, etwa an Weidenzweigen im reißenden Strom, war uns von den Exkursionen mit dem Stationsboot »Naturalist« wohlbekannt. Es schien aber doch a priori unwahrscheinlich, daß diese Larven, die in ihrer massenhaften Erscheinung auf das Frühjahr beschränkt sind, den Zwischenwirt abgeben sollten — Ganz flüchtig, aber doch eine bestimmte Richtung präjudizierend, hatte sich O. v. Linstow geäußert. Indem er auf die Tatsache (nach Skorikow) hinweist, daß ganz besonders junge Sterlets der Infektion ausgesetzt sind, fügt er den bezeichnenden Satz hinzu: »Vermutlich können die

Larven sich in die zartere Haut der jungen Tiere leichter einbohren« (10, S. 299). Danach hatte v. LINSTOW eine direkte Infektion des Sterlets durch Larven aus dem Schlamm vorausgesetzt

Durch unsre Experimente[1] ist der Nachweis erbracht worden, daß als Überträger von *Cystoopsis acipenseri* des Sterlets mindestens zwei, in der Wolga weitverbreitete Gammariden funktionieren, nämlich: *Dikerogammarus haemobaphes* (EICHW.) 1842 und *Gammarus platycheir* G. O. SARS 1896. Inwieweit auch andre von den zahlreich in der Wolga wohnenden Amphipoden (BEHNING registriert 26 über verschiedene Genera verteilte Arten) sowie etwa auch *Mysis* gleichfalls diesen Nematoden übertragen, müssen spätere Untersuchungen erweisen.

Wie schon gesagt, erscheint ein eingehender Bericht über unsre Infektionsexperimente an Gammariden, sowie eine spezielle Darstellung über die Entwicklung von *Cystoopsis* im Zwischenwirt, an einem andern Orte (6). Doch glauben wir, im Zusammenhang mit dem vorstehenden Hinweis auf die reife Form des Wurmes, den Lesern dieser Zeitschrift auch das Wesentliche über den Entwicklungshergang in kurzer Fassung nicht vorenthalten zu dürfen.

Werden Uterinschläuche reifen Cysten entnommen und, nach vielfachem Zerzupfen und Zerschneiden, in eine Schale mit Gammariden entleert, so erfolgt, durch Aufnahme von embryonierten Eiern per os, eine Infektion der Krebse. Schon etwa 4 Stunden nach dem hergestellten Kontakt werden im Darmkanal des Zwischenwirtes die Larven aus den Eiern befreit. Die 0,200 mm langen, vorn mit einem Stachel versehenen Larven schlängeln sich lebhaft und haben die ausgesprochene Tendenz, den Darmkanal zu durchbohren. Ihr Lebensmedium für die nächste Zeit ist denn auch die Leibeshöhle der Gammariden, wo sie mit Leichtigkeit, je nach dem Infektionsgrad mitunter in sehr großen Mengen, in schlängelnder Bewegung begriffen, nachgewiesen werden können. Hier wachsen sie verhältnismäßig rasch. Über die vorkommenden Häutungen konnten wir leider nicht ins Klare kommen.

Innerhalb von etwa 14 Tagen erreicht die Leibeshöhlenlarve das Maximum ihrer Größe, 0,380 mm. In diesem Zustand eignet sich die Larve gut zum Studium sowohl in lebendem Zustand wie auf Ausstrichpräparaten. Von dem Bau der Larve auf diesem Stadium erwähnen wir folgendes. Die Cuticula ist sehr zart und leicht durchdringlich. Die Zellen des Hautmuskelschlauches, sowohl Ectoderm- wie Myoblastenzellen, lassen sich an einzelnen Stellen gut nachweisen. Am

[1] Es wurden sieben Serien von Experimenten in der Zeit vom 9. VIII. bis 22. IX. 1928 durchgeführt.

stumpf abgerundeten Vorderende findet sich die unscheinbare Mundöffnung. Es folgt ein eigenartiger, aus zwei Teilen bestehender Pharynx, in dessen Konstitution nur wenige Zellen eingehen (nämlich nur je drei Zellen); vgl. dazu die Abb. 20. Vorn in dem Pharynx ist der nur im Leben sichtbare Stachel eingeschlossen. Sehr charakteristisch für den larvalen Zustand von *Cystoopsis* ist der auf den Pharynx folgende capillare, lange Oesophagus. Bei normalen Streckungsverhältnissen verläuft er geradlinig in der Mitte der Leibeshöhle, auf einer Strecke, welche etwa einem Drittel der gesamten Wurmlänge entspricht; es scheint hier eine syncytiale Bildung vorzuliegen. Das capillare Rohr erweitert sich sodann in den eigentlichen Darmkanal; er findet seine Ausmündung hinten, subterminal. Außer den den Darm selbst konstituierenden Zellen sind metamer, anscheinend seitlich angeordnete, zellenartige Gebilde mit eigentümlichen Körnchen, der Darmwandung angeschlossen, bemerkenswert; sie werden in unsrer angezeigten zweiten Publikation geschildert. Etwa am Anfang des letzten Viertels der Körperlänge bildet der Darm eine etwas aufgedunsene, zartwandige Blase, welche als proximaler Teil des Enddarmes zu bezeichnen ist. Diese Enddarmblase darf nicht etwa mit dem »Receptaculum seminis« mancher Nematoden verwechselt werden, wozu die allgemeine Lage und Aussehen Veranlassung geben könnten (vgl. dazu FUCHS[1]). – Vom Nervensystem läßt sich eine quere Brücke vor dem Ende des ersten Körperviertels beobachten; sie kreuzt das lange Ösophagealrohr etwa vor der Hälfte seiner Länge (Abb. 20). Bezüglich der Genitalanlage sind unsre Angaben über gewisse besondere, zwischen Hautmuskelschlauch und Darm gelegenen Zellen auf sparlichem Material begründet und bedürfen einer Nachprüfung. In hohem Grade bemerkenswert ist aber auf ganz jungem Stadium (am 5. Tag seit der Infektion) eine besonders auffällige Zelle, zwischen dem ersten und dem zweiten Körperdrittel gelegen, wie sie sich nur auf sehr günstigen Präparaten wahrnehmen läßt (Abb. 21). Infolge der Größe des Kernes und besonderer Anordnung des reichlichen Chromatins ist diese Zelle als Genitalzelle sehr verdächtig[2]; eine fortschreitende Zellenanalyse konnten wir wegen beschränkten Materials nicht durchfuhren. – Die sich aufdrängende Frage, ob der spätere Dimorphismus der Geschlechter etwa schon bei den Larven im Zwischenwirt vorbereitet gewesen wäre, konnte von uns nicht mit Sicherheit beantwortet werden. Es scheinen aber, außer den natürlicherweise vor-

[1] Zoolog. Jahrb., System. Bd. 38. 1915.

[2] Immerhin ist es nicht ausgeschlossen, daß es sich um eine Excretionszelle handelt.

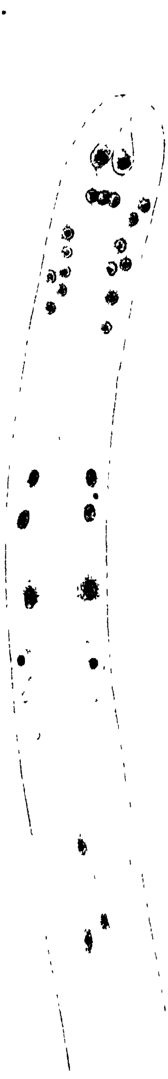


Abb. 20

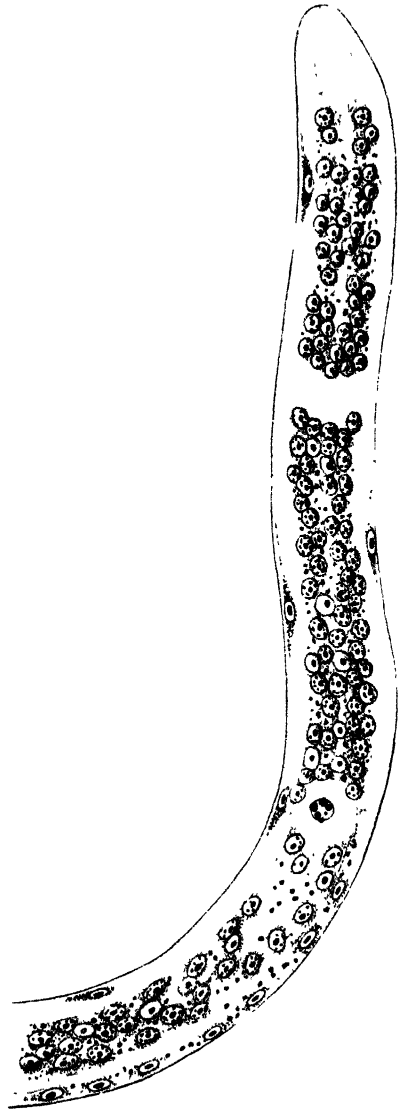


Abb. 21.

Abb. 20. Die experimentell in *Dikerogammarus* erzeugte Larve von *Cystoopsis*, etwa 12. Tag seit der Infektion. Organe des Vorderkörpers, der Pharynx (zweiteilig); der lange capillare Oesophagus; Anfangsteil des Darmes; Hautmuskelschlauch; Nervensystembrücke. Nach Ausstrichpräparat (SCHAUDINNsche Lösung, Eisenhämatoxylin, Eosin). Vergr. etwa 1000fach

Abb. 21. Dasselbe wie in Abb 20, ein jüngeres Stadium der Larve, 5. Tag seit der Infektion. Vorderkörper. Beginnende Differenzierung der Organe. Ectoderm- bzw. Myoblastenzellen; Nervensystem; Zelle der Genitalanlage (?), chromatinreich Nach Ausstrichpräparat. (SCHAUDINNsche Lösung, GIEMSA) Vergr. etwa 1400fach.

kommenden Wachstumsdifferenzen, Größenunterschiede der Larven vorzuliegen. — Derartige interessante Zustände des larvalen Dimorphismus hatte G. Wülker für Larven von *Bradynema strasseni*, in gewissem Sinne auch für Larven von *Allantonema mirabile* beobachtet (vgl. 20, S. 428 und 406).

Die Leibeshöhle der Krebse ist aber doch nicht der definitive Aufenthaltsort für die eingedrungenen Wurmlarven. Früher oder später, jedenfalls aber gegen das Ende der 2. Woche nach der Infektion, zeigen die nun herangewachsenen Larven einen Drang, in Körperanhängen der Gammariden, welche mit der Leibeshöhle direkt kommunizieren, wie Coxalplatten, Brutlamellen, Extremitäten, Antennen usw., aber auch sonst an versteckten Punkten, wie bei den Muskelansätzen unmittelbar unter der Hypodermis, sich in gewissem Sinne zu encystieren. Ein solches Ruhestadium ist charakterisiert durch spiralige Aufrollung der Larve; die Parasiten rollen sich einzeln, oder zwei bis drei beisammen auf. Der Beginn der »Encystierung« geschieht, indem die Würmer sich kreiselförmig an einem Punkt bewegen, d. h. ohne Ortsveränderung im Wirt.

Wir sind in der Lage, verschiedene Bilder von den experimentell erzeugten spiraligen Ruhestadien zu liefern. Die Abb. 22 stellt eines der ersten Pereiopodien von *Gammarus platycheir*, direkt nach dem lebenden Zustand entworfen, dar. Man sieht sowohl in der zugehörigen Coxalplatte, wie in zwei Gliedern der Extremität, die spiraligen Larven. Weitere derartige Bilder, nach Glyzerinpräparaten, liefern wir in der genannten zweiten Publikation. Hier publizieren wir einige sehr instruktive Mikrophotogramme (Dr. Rašín) (Abb. 23–26), welche in jene Arbeit keine Aufnahme gefunden haben. Unsre nähere Kenntnis des »encystierten« Zustandes grundet sich auf Schnittserien von experimentell infizierten *Dikerogammarus haemobaphes*. Die Lage der Larven im Gammaridenkörper, abgesehen von den Anhangen, kann eine verschiedene sein, doch läßt sich eine besondere Vorliebe für die ventralen Teile des Krebskörpers feststellen, mitunter in allernächster Nähe des centralen Nervensystems. Wir fanden aber auch ein Parasitenknötchen in der dorsalen Mittellinie, streng symmetrisch über dem Herzen in einer Hypodermisumhüllung. Überhaupt steht die Lokalisation der Knötchen in engster Beziehung zur Hypodermis. Die »Einkapselung«, denn das ist wohl der richtige Terminus statt »Encystierung« (vgl. Wülker, 21, S. 54) wird durch stark wuchernde Hypodermiszellen hervorgerufen. Nicht nur die Wurmspirale als Ganzes wird in eine Hypodermistasche eingeschlossen; auch zwischen die einzelnen Gänge der meist zweitourigen Spirale schieben sich in Lamellen-

form kernreiche Hypodermisprodukte ein. Soviel wir beurteilen können, kommt dem neu gebildeten Hypodermisgewebe syncytialer Charakter zu. Die Spirale scheint anfangs in einen plasmatischen, kernreichen Tropfen eingeschlossen zu sein. Nach der Beobachtung während des Lebens bewegen sich die Kerne des Gewebes bei Bewegungen des Wurmes. Der ganze Vorgang der Knötchenbildung ist durch den Reiz der vom Blutstrom eingeschleppten und an irgendeinem Versteck ange-

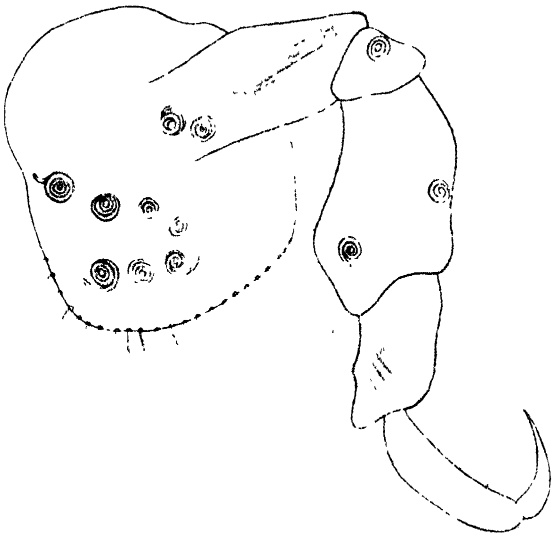


Abb. 22. Das eine der ersten Pereiopoden von *Gammarus platycheir* mit experimenteller Infektion. Eingekapselte, spiralig eingerollte *Cystoopsis*-Larven in der Coxalplatte, wie in den Gliedern des Beines. Über 14 Tage seit der Infektion. Im frischen Zustand, nach Zerzupfen des *Gammarus*. Vergr. 60fach.

stauten Larve hervorgerufen (»Reaktionszellen«). Ob es sich freilich um einen bloßen mechanischen Reiz handelt, wird fraglich, namentlich in Anbetracht der neueren, experimentell begründeten Anschauungen von Fülleborn, wonach Secrete der Nematodenlarven es sind, welche Neubildungen im Gewebe veranlassen (4, S. 1150–1151). Wir fügen noch hinzu, daß den Kernen im hypodermalen Syncytium innerhalb der Knötchen durchaus normale Beschaffenheit zukommt und das Ganze überhaupt cytologisch ein sehr schönes Bild liefert.

Ein Blick auf die beigefügten Mikrophotogramme nach Schnittserien illustriert das eben Gesagte. In Abb. 23 sieht man eine Anhäufung von Parasitenknoten, mit Spiraltouren unter der Chitinschicht einer Extremität bei schwacher Vergrößerung; in Abb. 24, bei starker Vergrößerung, ein Knötchen an der ventralen Körperwand, wobei die Larve ausschließlich in Querschnitten angetroffen wurde; daneben Hypodermiskerne. Recht instruktiv sind zwei flächenhaft durch einen diskusartigen Knoten durchgeführte Schnitte, Abb. 25 und 26, wo die charakteristischen Spiraltouren, sowie reichliche syncytiale Masse mit Kernen



Abb 23 Querschnitt durch eine Extremitat von *Dikerogammarus*, 20 Tage nach der Infektion. Parasitenknotchen mit mehreren Larven von *Cystoopsis acipenseri*. Durchmesser des Gesichtsfeldes 0,290 mm. Microaufnahme ZEISS, Obj 40, Komp. Oc 15mal.

deutlich zum Vorschein kommen. Nochmals sei demnach betont, daß die entstehende »Kapsel« ein Produkt des befallenen Zwischenwirtes ist, nicht aber des Wurmes selbst.

Während der Redaktion des Manuskriptes trifft vom Kollegen KAŠIN die Nachricht ein, daß es ihm gelungen ist, in Brno *Gammarus pulex* (der in der Wolga fehlt) mit *Cystoopsis* aus dem Donausterlet zu infizieren. »Die *Cystoopsis*-Larven, welche nach 3 Monaten seit Infektion eine Größe von 0,380 mm autweisen, sind zu dieser Zeit von so festen Kapseln umgeben, daß man sie mit dem bloßen Drucke des Deckglases nicht freimachen kann; auf den Druck reagieren sie mit lebhafter Bewegung« (briefliche Mitteilung vom 11. VIII. 1929).

Es entzieht sich unsrer Kenntnis, wie lange die Wurmlarven in diesem eingekapselten Zustand am Leben bleiben. Es steht aber der Annahme nichts im Wege, daß der *Gammarus* monatelang Träger der lebenskräftigen Larven sein kann (siehe oben).

Indem es uns also gelungen war, eine normale Infektion von mindestens zwei Gammariden der Wolga experimentell hervorzurufen — als Infektionsstadium funktioniert hier das reife, embryonierte, beschalte Ei, massenhaft in den Blasen produziert —, unterliegt es gar keinem Zweifel, daß der Sterlet seinerseits, als der definitive Wirt, durch Ver-



Abb. 24. Parasitenknötchen mit einer *Cystoopsis*-Larve an der ventralen Körperwand des *Dikerogammarus*, 20 Tage nach der Infektion. Die Spirale des Larvenkörpers ist quergetroffen. Durchmesser des Gesichtsfeldes 0,120 mm. Microaufnahme ZEISS, Immers. 100, Oc. 15 mal.

schlingen von larvenhaltigen Gammariden sich infiziert. Dieser Entwicklungsweg hängt zusammen mit der ausgesprochenen Vorliebe des Sterlets für das Grundleben, ja sogar für das Aufwühlen im Schlamm. Der Zusammenhang mit dem Grundboden des Flusses ist aber doch nicht so direkter Art, wie das seinerzeit N. WAGNER vermutet hatte.

Es eröffnet sich für die weitere Forschung ein interessanter, wenn auch keineswegs leichter Weg, experimentell im Sterlet die Wanderung der Larven vom Darm aus, wohin sie ohne jeden Zweifel zunächst geraten, bis an die bevorzugten Stätten zwischen den Brustschildern zu verfolgen. Der Larvenstachel ist eines der Attribute, welche in dieser Beziehung dem Würmchen zukommen. Wie die Pärchen sich zusam-

menfinden, ist auch ein Rätsel. Bereits N. WAGNER schreibt: »Bemerkenswert ist, daß Männchen und Weibchen paarweise angetroffen werden, innerhalb einer großen Blase, welche die Haut des Fisches zustande kommen läßt« (übersetzt nach 19, S. 429). Es ist nicht überflüssig, sich zu vergegenwärtigen, daß bei den in Insekten parasitierenden Tylenchiden (siehe auch weiter unten) nach R. LEUCKART, wie namentlich nach G. WÜLKER, eine Begattung in ganz jugendlichem Stadium (Koriogamie) erfolgt; die Männchen sterben ab, wogegen die befruchteten Weibchen in neue Wirte eindringen. Eine frühzeitige Attraktion zwi-



Abb. 25. Parasitenknötchen aus *Dikerogammarus* mit einigen *Cystoopsis*-Larven, im Flächenschnitt des discusförmigen Knotens. Beteiligung der Hypodermiszellen (Syncytien?) an der Bildung des Knotens. Durchmesser des Gesichtsfeldes 0,120 mm. Microaufnahme mit ZEISS-Immers. 100, Komp. Oc. 15 mal

schen Männchen und Weibchen während der Wanderung ist auch hier anzunehmen. Es dürfte aber nicht zu einer Begattung kommen, da das Männchen am definitiven Ort ja durchaus nicht überflüssig ist und neben dem Weibchen lebt.

In systematischer Beziehung ergibt sich ein enger Anschluß an die Superfamilie *Trichuroidea* RAILLIET 1916, namentlich aber an das Genus *Trichuris* ROEDERER 1761 (= *Trichocephalus* SCHRANK 1788). Das hatte schon richtig MELNIKOFF (1876) bemerkt, das folgt auch aus einer systematischen Anordnung bei SKRJABIN (14). Die wichtigsten Charaktere in dieser Beziehung sind: der Bau des reifen, embryonierten Eies sowie dessen Entwicklung vor der Schalenbildung; ein einfacher

weiblicher Genitalschlauch: der Bau des Anfangsdarmes; das einzige Spiculum (?). Man könnte auch in dem keulenförmigen Hinterkörper des Weibchens (gegenüber dem haarartigen Vorderkörper) ein Anbahnen der beinahe monströsen Verhältnisse von *Cystoopsis* erblicken. Zudem hätte unser Wurm biologisch mit *Trichinella* die Fähigkeit der spiraligen Einrollung und Einkapselung im Wirtsgewebe im unreifen Zustand gemeinsam. -- YORKE and MAPLESTONE registrieren *Cystoopsis* unter dem Kapitel: »Genera insufficiently known and of uncertain systematic position«, ganz gesondert, am Schluß des Werkes (22, S. 443—445).



Abb. 26. Dasselbe Knötchen wie in Abb 20, ein anderer Schnitt. Reichliche Beteiligung der Hypodermis mit vielen Kernen Durchmesser des Gesichtsfeldes 0,120 mm. Microaufnahme mit ZEISS-Immers 100, Komp. Oc 15 mal.

Im Effekt des reifen Wurmes auf den Endwirt würde eine gewisse Parallele -- ohne systematischen Nexus -- zu *Dracunculus medinensis* vorliegen, wo das reife Weibchen Hautgeschwüre hervorruft. Daß übrigens in beiden Fällen die Eier nicht durch die Geschlechtsöffnung nach außen gelangen, darin liegt eine biologische Konvergenz vor (s. weiter unten). —

Da unser Aufenthalt an der Wolga uns nun einmal zu diesem merkwürdigen Nematoden in nähere Beziehung gebracht hatte, so möchten wir uns nicht versagen, zum Schlusse eine kurze vergleichende Betrachtung über die vom Nematodentypus abweichenden parasitierenden Gattungen hier einzuschieben. Unsres Wissens sind folgende Formen, durch aberrante Gestaltung im weiblichen Geschlecht, in die Liste

aufzunehmen: *Allantonema mirabile*, *Bradynema rigidum*, *Br. strasseni*, *Atractonema gibbosum*, *Sphaerularia bombi*, *Heterodera schachti*, die *Tetrameres*-Arten, *Simondsia paradoxa*, *Cystoopsis acipenseri* und *Phlyctainophora lamnae*. — Auf das letztgenannte Genus, von G. STEINER 1921 begründet, mag mit zwei Worten hingewiesen werden, da auch das Spärliche, was man von ihm weiß, nicht allgemeiner bekannt sein dürfte.

Der Parasit ist in einem einzigen Exemplar, ein Weibchen, bei *Lamna cornubica*, subcutan, zwischen Hyomandibulare und Schädel in ansehnlicher Größe (17 mm) gefunden worden. Der bauchwärts eingerollte Körper ist im wesentlichen ein mit Embryonen gefüllter Schlauch; in diesem eingerollten Zustand bildet der Körper als Ganzes eine nahezu runde Scheibe von etwa 9 mm im Durchmesser. Der unförmige Schlauch trägt große, kugelige Blasen, die schon mit bloßem Auge erkennbar sind. Die eine Blase vorn entspricht ungefähr der Kopfgegend, die übrigen sind paarig; aller Blasen zusammen gibt es 15; sie sind ungefähr den beiden dorsalen Submediallinien entlang angeordnet, zwar nicht genau symmetrisch, aber doch so, daß einer Blase der linken Seite ungefähr eine solche der rechten Seite entspricht. Im Inneren fehlt die Muskulatur vollkommen; ein dunnwandiges Darmrohr folgt dem gekrummten Lauf des Körpers, es wird im Querschnitt durch die Geschlechtsorgane exzentrisch verdrängt; Mund- und Afteröffnung sind nicht sicher, werden nur vermutet. Sonst ist das Korperinnere von riesig angeschwollenen Geschlechtsbläschen in Anspruch genommen. »Die Uteri« sind machtig entfaltet und sind prall mit Embryonen gefüllt. Die Uteri bilden den Inhalt der Blasen (auch am Kopfe und am Schwanze) sowie des eigentlichen Korpers. Eine weibliche Genitalöffnung war nicht auffindbar. Die Brut besteht ausschließlich aus Embryonen und scheint einfach durch Risse in der Körperhaut nach außen zu gelangen. Die Embryonen sind schlank, mit einer zahnartigen Bildung am Vorderende versehen. Der plumpe Wurm ist keiner Bewegung mehr fahig. Das Mannchen nicht aufgefunden. — »Die Annahme liegt nahe, daß die Jungen erst in einen Zwischenwirt gelangen und daß wir es mit einem Entwicklungsverlauf zu tun haben, ahnlich jenem etwa von *Dracunculus medinensis*«. »Die systematische Stellung des neuen Genus ist eine noch vollig unbestimmte« (15, S. 591—595).

Die ungewöhnliche bis mitunter ganz bizarre Gestalt des reifen Weibchens kann grundsätzlich auf zweierlei Art zustande kommen: 1. durch Ausdehnung und Aufblähung der Körperhüllen, 2. durch blindsackartige Vorstülpung und exzessives Wachstum des Uterus bzw. der Vagina, während der anhängende Wurmkörper selbst mehr oder weniger obliteriert. Zur erstgenannten Gruppe gehören: *Allantonema*, zum Teil *Bradynema*, *Heterodera*, *Simondsia*, *Tetrameres*, *Cystoopsis* und *Phlyctainophora*. Zur zweitgenannten, wie bekannt, *Atractonema* und die höchst auffällige *Sphaerularia*.

Außer den alten Autoren hatte namentlich LEUCKART zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von *Allantonema*, *Sphaerularia*[1] und

[1] LÉON DUFOUR (1836), v. SIEBOLD, LUBBOK, ANT. SCHNEIDER.

Atractonema beigetragen. In neuester Zeit sind viele ungelöste Fragen betreffend die Fortpflanzung und Entwicklung von *Allantonema* und verwandten Nematoden sehr eingehend durch G. Wülker behandelt worden (20). Aus dieser zusammenfassenden Darstellung entnehmen wir die interessante, früher nicht so genau diskutierte Tatsache, daß sämtliche der genannten Nematodengenera mit auffallender Entwicklung (ausgenommen *Simondsia*, *Tetrameres*, *Cystoopsis* und *Phlyctainophora*) systematisch mehr oder weniger eng miteinander verbunden sind, nämlich, nach Wülker, auf eine Urform der parasitierenden *Tylenchinae* zurückgeführt werden können; sie gehören sämtlich in den früheren Familienkreis der Anguilluliden.

Wenn wir bedenken, daß *Cystoopsis* ohne Zweifel enge Beziehungen zu der Familie *Trichuroidea* aufweist, daß *Simondsia* und *Tetrameres* bei *Spiruroidea* (*Arduenninae*) nach Railliet und Henry unterzubringen ist, daß *Phlyctainophora* allem Anschein nach wieder wo anders im System hingehört, so können wir die Schlußfolgerung ziehen, daß Weibchenformen, welche vom scharf charakterisierten Nematodentypus aberrante Gestalt annehmen, in gewissem Sinne convergent, an verschiedenen Punkten des Nematodensystems auftreten können.

Welches sind die Bedingungen für eine solche, ganz abgesehen von Unterschieden im einzelnen, convergente Gestaltung? Auffallend ist es, daß alle die genannten Formen, obschon die meisten von ihnen im reifen Zustand Insektenparasiten sind, andere als Fisch- bzw. Säugetier- bzw. Vögelparasiten auftreten — also recht heterogene Wirte bewohnen — dennoch biologisch einen gemeinsamen Zug aufweisen: das ist der Parasitismus im extraintestinalen Medium[1].

Zu diesem Satz müssen wir freilich einige erläuternde Einschränkungen hinzufügen. Zunächst ist zu betonen, daß ein Aufenthalt von Parasiten in der Lunge der Batrachier z. B. (*Angiostomum nigrovenosum*), aber auch in der Lunge von Wiederkäuern, doch Beziehungen indirekter Art (unter anderem Ontogenie des Organs) zum Intestinum besitzt und daher im obigen Zusammenhang als Aufenthalt in einem paraintestinalen Medium in Anspruch genommen werden darf. — Zweitens müssen wir darauf aufmerksam machen, daß hier das Leben des Wurmes im geschlechtsreifen Zustand gemeint ist (so bleiben die Muskel-

[1] *Simondsia paradoxa* Cobbold, 1864 lebt als Weibchen in Cysten der Magenwand bei Schwein und Wildschwein, demnach nicht im Lumen (im Gegensatz zu den frei im Magenlumen sich aufhaltenden Männchen).

Die *Tetrameres*-Arten leben im Proventriculus der Vögel, wobei die aufgeblasenen Weibchen in die Drüsenschicht vergraben sind.

trichinellen außer Betracht). — In dritter Linie ist zu sagen, daß, wenn auch in den aufgezählten Fällen die Abhängigkeit der Organisation von dem genannten Medium unverkennbar ist, der Satz dennoch nicht umgekehrt und nicht generell zu gelten hat; d. h. nicht ein jeder Aufenthalt außerhalb des Intestinums s. l. muß stark aberrante Formen nach sich ziehen (vgl. etwa die subcutan bei Mensch und Hund lebenden Filarien, *Ichthyonema* in der Leibeshöhle der Fische)[1]. — Nach dieser Einschränkung kehren wir zum Grundgedanken zurück.

Der Darmkanal, sei es beim Insekt, sei es beim Wirbeltier, ist in einem gewissen Sinne doch ein Stück abgegliederte Außenwelt[2]. Die zum Darmparasitismus übergegangenen Anguilluliden s. l. haben mit einem verhältnismäßig geringen Maß an Anpassungen ihr neues Leben fristen können: eine gewisse Ähnlichkeit mit dem früheren Medium beläßt ihnen die allgemeine Gestalt und normalen Darmkanal, der Abgang von in ihrem Leben produzierten Eiern findet ohne weiteres freie Bahn nach außen. Ganz anders bei den Leibeshöhlen- bzw. bei den Gewebeparasiten. Die bei weitem stärker differierenden Bedingungen gegenüber dem freien Leben, wie: Einengung der Bewegungsfreiheit im Gewebe, Abwesenheit der Gefahr, heruntergespült zu werden, leichtere Gelegenheit zu osmotischer Ernährung[3], oftmals ungehinderte Möglichkeit eines exzessiven Wachstums und zuletzt, als sehr wesentlicher Faktor,

[1] Interessant ist es aber dennoch, daß bei *Ichthyonema* Anus und Vulva fehlen (diese letzteren infolge einer Reduktion auf spaterer Lebensstufe nach O. zur Strassen) und daß der Uterus mit Brut fast den ganzen Körper des Weibchens erfüllt.

[2] Dieser Satz war bereits niedergeschrieben, als wir bei H. J. Jordan, einem ausgezeichneten Kenner der Verdauungsvorgänge, eine deutliche Markierung des Unterschiedes zwischen dem Lumen des Magendarmkanals und Kòrpergewebe vorgefunden haben: »Der Raum des Magendarmkanals kann aufgefaßt werden als ein Teil der Außenwelt, den unser Körper sozusagen umschließt. Hier dürfen noch Stoffe sich befinden, welche, wenn man sie direkt in das Blut bringen wurde, schadlich sein würden. Auch findet man hier zahlreiche Bakterien, die keinen Schaden anrichten, die aber, wenn sie einmal in das Blut aufgenommen worden sind, keineswegs unschädlich sind« (siehe Jordan, Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere, 1929, S. 16 und 17).

[3] »Da alle behandelten Insektenparasiten weder als reife Tiere noch als Larven einen funktionsfähigen Darm besitzen, so müssen sie sich im Käfer ausschließlich osmotisch ernähren. ... Ich nehme ... eine Ausnutzung der Leibesflüssigkeit (Hämolymphe) an« (Wulker, 18, S. 466). Es mag übrigens, gerade in diesem Zusammenhang, auch noch auf die stete Gleichförmigkeit der Umgebung gegenüber den doch wechselnden Zuständen im Darmkanal hingewiesen werden, welche Gleichförmigkeit ohne Zweifel auch präzis, in osmotischen Verhältnissen, ausgedrückt werden könnte.

die Unmöglichkeit einer direkten und normalen Ableitung von Eiern bzw. Embryonen aus dem Wirtskörper nach außen — das alles beeinflußt in ganz hervorragendem Grade die Organisation des Wurmes. Es entstehen aberrante, nicht im morphologischen Plan begründete, Gestalten; bestimmte Züge des normalen Baues unterliegen der Reduktion (der Darmkanal oder seine Teile, das Muskel-, Excretions- und Nervensystem, in manchen Fällen die Vulva), andre Teile erfahren eine ungehemmte Proliferation (Körpergestalt, blasige Anhänge, Ovarium und Uterus).

Was wir hier meinen, ist mitunter stufenweise vertreten. So ist es bezeichnend, daß das im reifen Zustand in Geschwüren der unteren Extremität lebende Weibchen von *Dracunculus medinensis* Charakterzüge einer exzessiven Tendenz aufweist: Rückbildung des Anus, Verdrängung des Darmes durch den übermächtigen Uterus zur Seite, Reduktion der Geschlechtsöffnung, das bruchsackartige Prolabieren des Uterus mit reifer Brut, der extreme Dimorphismus der Geschlechter[1].

So scheint uns die hier stabilierte Abhängigkeit zwischen Form und Lebensmedium ihre reale Begründung zu besitzen. Den Ausdruck »Convergenz« für die hier in Betracht gezogenen Nematoden haben wir nur in ganz allgemeinem Sinne gebraucht. Eine nähere Untersuchung der aufgezählten Parasiten (vgl. dazu namentlich WÜLKER, 20) führt naturgemäß, ganz abgesehen von den zwei cardinalen Typen, auch hier, wie überall in der Tierreihe, zu einer Fülle von specifischen Besonderheiten, was eben den Zoologen so unendlich zu fesseln vermag.

Literaturverzeichnis.

1. BAYLIS, H. A., 1929: A manual of helminthology medical and veterinary. London.
2. BEHNING, A. L., 1924: Zur Erforschung der am Flußboden der Wolga lebenden Organismen. Monographien d. Biol. Wolga-Stat. Saratow (russisch).
3. — 1928: Das Leben der Wolga. A. THIENEMANN: Die Binnengewässer. Bd. 5. Stuttgart.

[1] Sehr bezeichnend schreibt demnach LEUCKART: »Zum vollen Verständnis des Darmapparates und des *Dracunculus* überhaupt gehört meiner Überzeugung nach die Kenntnis der früheren Entwicklungszustände. Die Organe des ausgebildeten Tieres sind offenbar vielfach in einem Zustande der Rückbildung, der eine andre Beurteilung erheischt, als die Verhältnisse der übrigen Nematoden. Sobald man diesen Umstand übersieht, ist man allenthalben der Gefahr des Irrtums ausgesetzt« (8, S. 664). — Diese Rückbildungszustände werden ganz neuerdings vollkommen bestätigt nach Untersuchungen von M. B. MIRZA, ja auch selbst auf das Excretionssystem des Wurmes übertragen (vgl. l. c. Zeitschr. f. Parasitenkunde, Bd. 2, S. 154).

4. FÜLLEBORN, F., 1929: Die Filariosen des Menschen. KOLLE, KRAUS, UHLENHUT: Handbuch d. patholog. Mikroorganismen. 3. Aufl., Lfg. 28.
5. JANICKI, C. und RAŠÍN, K., 1928: Die experimentelle Bestimmung des Zwischenwirtes von Cystoopsis acipenseri des Wolga-Sterlets. Die Naturwissenschaften. 16. Jahrg. Heft 44.
6. — — 1930: Über die Entwicklung von Cystoopsis acipenseri WAGNER 1867 im Zwischenwirt. Eine experimentelle Untersuchung. Arbeiten d. Biol. Wolga-Stat. Saratow. (Im Druck.)
7. LEUCKART, R., 1869: Bericht über die wiss. Leist. in der Naturgeschichte usw. TROSCHELS Archiv f. Naturgeschichte.
8. — 1876: Die menschlichen Parasiten. Bd. 2. Leipzig.
9. — 1879—1886: Die menschlichen Parasiten. 2. Aufl. Bd. 1. Leipzig.
10. v. LINSTOW, O., 1904: Beobachtungen an Nematoden und Cestoden. Archiv f. Naturgeschichte. Jahrg. 70. Bd. 1.
11. MELNIKOFF, N. M., 1876: Über den Bau von Cystoopsis acipenseri. Protokolle d. Nat. Ges. d. Univ. Kasan. Jahrg. 4 (russisch).
12. SCHNEIDER, A., 1866: Monographie der Nematoden. Berlin.
13. SKORIKOW, A. S., 1903: Zur Parasitologie der Acipenseriden. Anzeiger der Fischereiindustrie. Jahrg. 18. St. Petersburg (russisch).
14. SKRJABIN, K. I., 1923: Parasitische Nematodes der Süßwasserfauna Rußlands. Moskau (russisch).
15. STEINER, G., 1921: Phlyctainophora lamnae n. g. n. sp., eine neue parasitische Form aus Lamna cornubica (Heringshai). Centralbl. f. Bact., Parasitenkunde usw. I. Abt. Orig. Bd. 86.
16. STILES, CH. W. and HASSALL, A., 1920: Index-Catalogue of Medical and Veterinary Zoology. Subj.: Roundworms. Washington.
17. ZUR STRASSEN, O., 1907: Filaria medinensis und Ichthyonema. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges.
18. WAGNER, N., 1868: Über den Bau einer neuen Form unter den Nematoden. Verhandl. der I. Versamml. russ. Naturforsch. u. Ärzte in St. Petersburg (russisch).
19. — 1887: Die Entwicklungsgeschichte des Tierreichs. Kursus einer phylogenetischen Zoologie. Bd. 1. St. Petersburg (russisch).
20. WÜLKER, G., 1923: Über Fortpflanzung und Entwicklung von Allantonema und verwandten Nematoden. Ergebnisse u. Fortschritte der Zoologie. Bd. 5. Jena.
21. — 1924: Nematodes. P. SCHULZES Biologie d. Tiere Deutschlands. Lfg. 11. Berlin.
22. YORKE, W. and MAPLESTONE, P. A., 1926: The Nematode Parasites of Vertebrates. London.
23. ZYKOFF, W., 1902: Wo sollen wir den Zwischenwirt des Cystoopsis acipenseri N. WAGN. suchen? Biolog. Centralbl. Bd. 22.

Zur Kenntnis der feineren Anatomie der Bryozoen (Nervensystem, Muskulatur, Stützmembran).

Von

Heinz Graupner.

(Aus dem Zoologischen Institut Leipzig.)

Mit 32 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung.

Die vorliegende Untersuchung hat vor allen Dingen die Erweiterung unserer Kenntnisse vom Nervensystem der Bryozoen als Ziel. Hier klafft die größte Lücke im Wissen von der Morphologie der Bryozoen, und erst dann, wenn weitere Forschungen diesen Mangel behoben

haben, ist es möglich, die Verwandtschaftsbeziehungen der Bryozoengruppen untereinander und mit anderen Tierformen genauer zu betrachten. Das periphere Nervensystem, das hierbei die größte Rolle spielt, ist sehr genau nur von einer phylactolämen Bryozoe, *Cristatella*, und ungenügend von zwei gymnolämen Arten, den Ctenostomen *Zoobotryon* und *Farella*, bekannt. Das Nervensystem der Cheilostomen und Cyclostomen kennen wir überhaupt nicht. Was hier geboten wird, ist zunächst eine anatomische und entwicklungsgeschichtliche Betrachtung des Centralnervensystems der Süßwasserbryozoen an *Lophopus crystallinus*. Ferner konnte das periphere Nervensystem der Ctenostome *Flustrella hispida* eingehend, wenn auch nicht ganz vollständig, beschrieben werden. Um wenigstens eine Art aus den beiden anderen Gruppen der Gymolämen, den Cyclostomen und Cheilostomen, mit den drei bekannten Ctenostomen vergleichen zu können, wurden die Untersuchungen über das periphere Nervensystem auch noch auf die Cheilostome *Membranipora membranacea* ausgedehnt. Weiterhin dienten Schnittserien von *Flustrella hispida* als Ergänzung und Kontrolle der Lebendfärbungen. Durch Methylenblau konnte ferner ein fast vollständiges Bild der Muskulatur der Tentakelscheide und des Polypids, durch Triacidfärbung der Schnitte Kenntnis von der Verteilung der Stützmembran in der Tentakelkrone von *Flustrella* gewonnen werden.

Eine Darstellung des peripheren Nervensystems der Phylactoläme *Lophopus* durch Vitalfärbung und Imprägnationen gelang aus technischen Gründen nicht.

Es ist mir eine ehrende Pflicht, Herrn Prof. Dr. Meisenheimer für sein stetes Interesse an dieser Arbeit meinen ergebensten Dank zu sagen. Für mancherlei Hilfe bin ich Herrn Prof. Dr. Grimpe, für sehr wertvolle technische Ratschläge Herrn Priv.-Doz. Dr. Wetzel zu Dank verpflichtet.

II. Material und Methoden.

Für die an phylactolämen Bryozoen gemachten Untersuchungen wurde ausschließlich *Lophopus crystallinus* Pallas benutzt. Das lebende Material erhielt ich von Herrn H. E. Hurrell, F. R. M. S., Great Yarmouth (England), während Herr Dr. F. Otto, Eibenstock (Erzgebirge) mir hervorragend konservierte Stücke überließ. Beiden Herren bin ich zu großem Danke verpflichtet.

Die Beobachtungen an Gymnolämen stellte ich an *Flustrella hispida* Fabr. und *Membranipora membranacea* L. an, bei denen die Vitalfärbung mit Methylenblau zum Ziel führte. An einer Anzahl weiterer Arten wurde Vitalfärbung ohne Erfolg versucht: bei *Bugula turbinata* Alder, *B. purpurotincta* Norman, *B. flabellata* Thomps., *Scrupocellaria scruposa* L., *Flustra car-*

basea ELLIS, *Fl. foliacea* L. Die Arbeiten an den marinen Formen wurden zum Teil an der biologischen Anstalt auf Helgoland und der Zoologischen Station in Neapel ausgeführt. Den Herren an beiden Stationen möchte ich für ihre Unterstützungen meinen ergebensten Dank sagen.

Über die Haltung der Süßwasserformen im Aquarium und der Meeresformen im Binnenland siehe GRAUPNER (1928 und 1929).

Für histologische Zwecke wurde das Material in HERMANNscher Flüssigkeit fixiert, die sich ausgezeichnet bewährte. Die Schnittdicke betrug 4 μ. Gefärbt wurde mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, MALLORYschem Gemisch und EHRLICHschem Triacid. Die beiden letztgenannten, an Gymnolämen angewendeten Methoden ergaben sehr schöne und klare Bilder.

Für die vitale Färbung der Nerven und Muskeln verwendete ich Methylenblau, rectif. nach EHRLICH (von Dr. K. HOLLBORN, Leipzig). Von einer 1%igen Stammlösung gab ich auf ein mittelgroßes Uhrschälchen mit Kulturwasser 1—3 Tropfen. Diese Farblösung rief in etwa 15 bis 20 Minuten zum Teil sehr schöne und distinkt gefärbte Bilder der peripheren Nerven und der Muskulatur bei den beiden Gymnolämenarten hervor. Die Polypide wurden zu diesem Zweck durch Zupfen aus der Kolonie isoliert, wobei der Retractormuskel und die Tentakelscheide an der Ansatzstelle am Cystid abriß. War das Tier sonst unversehrt, so gelang die Färbung fast immer; war es eine Kleinigkeit verletzt, so färbte es sich in den meisten Fällen diffus blau. Blieb das Tier zu lange in der Farbe, so war das Epithel der Tentakelkrone und des Darmes stark mit blauen Excretstoffen beladen und undurchsichtig geworden. Unter dem Deckglas verschwand die Färbung in wenigen Minuten. Fixierung mit Ammonmolybdat gab stark geschrumpfte Präparate, da die Alkoholreihe bei dieser Methode schnell durchschritten werden muß.

Bei den Phylactolämen gelang die Vitalfärbung bis auf ganz geringe Andeutungen nicht. Die von BOZLER und HEIDER bei marinen Wirbellosen mit gutem Erfolg angewendete Rongalitweißmethode nach UNNA gab bei Bryozoen keine Färbung der Nerven, ebenso nicht die von GICKLHORN und KELLER benutzte Methode der Reduktion von Methylenblau durch Natriumhydrosulfit.

Silber- und Goldimpragnationen an entsprechend fixiertem Material versagten. Folgende Methoden wurden versucht: verschiedene Modifikationen der BIELSCHOWSKY-Methode, Silberimpragnationsmethoden von RAMÓN Y CAJAL, Natronlauge-Silbermethode von O. SCHULTZE, rasche Silbermethode nach GOLGI, Goldmethode von APATHY.

III. Untersuchungen an Lophopus crystallinus Pallas.

A. Morphologie und Histologie des Ganglions und der Ganglionhörner.

1. Morphologie des Ganglions. Die Form und Lage des Ganglions von *Lophopus crystallinus* stimmt mit den von anderen Autoren (NITSCHE, SAEFFTIGEN, KRAEPELIN, BRAEM, VERWORN, OKA, GERWERZHAGEN) untersuchten Phylactolämenarten sehr gut überein. Es liegt als quergestreckte Blase an der analen Wand des Pharynx, unter dem an dieser Stelle von der Pharyngealwand abgehobenen Peritonealepithel (Abb. 1). Die von KRAEPELIN bei *Plumatella* fest-

gestellten, wahrscheinlich als Haltebänder dienenden Bindegewebsbrücken konnten auch bei *Lophopus* beobachtet werden (Abb. 2, *bg*).

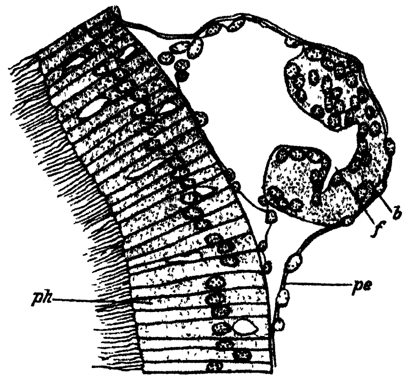


Abb. 1 Querschnitt durch das Ganglion von *Lophopus crystallinus*, *b* Basalstück, *f* Furche, *pe* Peritonealepithel, *ph* Pharynxepithel. Vergr. 425 ×.

Im Querschnitt durch das Nervencentrum (Längsschnitt durch den Körper) erkennt man die charakteristische Gestalt des Phylactolämenganglions (Abb. 1): die Nervensubstanz ist an der analen Seite zu einem kompakten, im Querschnitt nierenförmig aussehenden Wulst konzentriert und überzieht die orale Seite nur mit einem zarten, dünnen Belag, der wenige Kerne enthält. Den weitaus größten Teil der Blase nimmt ein Hohlraum ein, die Hirnhöhle. Dieser Hohlraum setzt sich mit einer tiefen Furche basalwärts in die Hauptmasse des Ganglions fort, so daß diese die nierenförmige, allen Phylactolämengattungen eigentümliche Gestalt erhält. Dieses Bild beschreibt schon der erste Beobachter des Nervensystems von *Lophopus*, Dumortier, ohne jedoch

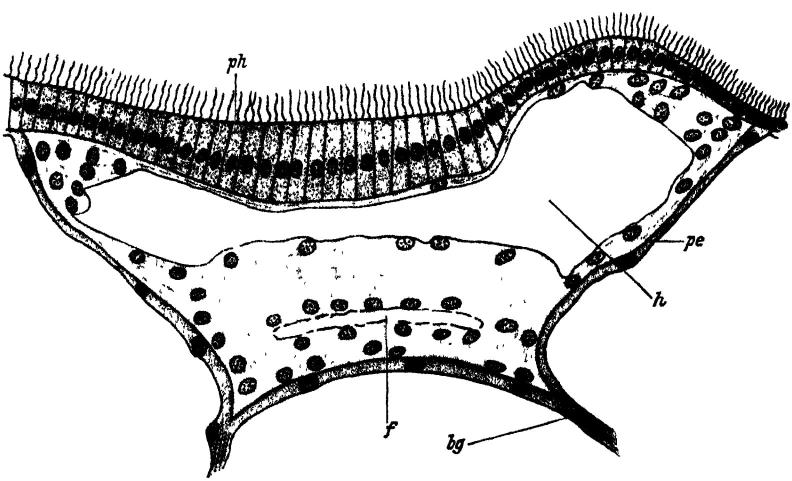


Abb. 2. Längsschnitt durch das Ganglion von *Lophopus crystallinus*. *bg* Bindegewebsbrücke, *f* Furche, *h* Hirnhöhle, *pe* Peritonealepithel, *ph* Pharynxepithel. Vergr. 400 ×.

am Totalpräparat den feinen Belag der Pharynxseite und damit das Ganglion als Blase erkennen zu können. Im Längsschnitt durch das Organ (Abb. 2) zeigt das Ganglion in bestimmter Höhe die Hirnhöhle zweimal getroffen: den großen, eigentlichen Hohlraum zwischen dem analen Wulst und dem zarten Belag an der Pharynxwand (*h*), sowie eine spaltförmige Höhle (*f*), die mit der Furche in der Hauptmasse des Ganglions identisch ist. Weitere Besonderheiten zeigt die Hirnhöhle nicht. Gegenüber den anderen Phylactolämen (außer *Pectinatella*) zeichnet sich *Lophopus* durch die Größe des Hohlraumes im Verhältnis zur Nervensubstanz aus. Die Höhle setzt sich am oberen Ende des Ganglions in die beide Lophophore durchziehenden Ganglienhörner fort. Der Längsschnitt zeigt ferner, daß die Ganglionblase etwa doppelt so lang wie breit ist. Die Kerne sind hauptsächlich an der äußeren, vom Peritonealepithel umgebenen Seite und um den Hohlraum gruppiert, also peripher gelagert (Abb. 1 und 2). Im Inneren des Wulstes verlaufen ringförmig Faserzüge, die im Querschnitt als Punktsubstanz, im Längsschnitt direkt als Fasern zu erkennen sind. Lateral, an den äußersten Enden nach dem Pharynx zu gelegen, sieht man auf dem Längsschnittbild etwas stärker angehäufte Ganglienmassen mit einigen Kernen, die den Nerven der Ganglionhörner den Ursprung geben. Sie erreichen bei *Lophopus* nicht den Umfang wie bei *Plumatella* (Kraepelin), sind jedoch deutlich erkennbar. Diese Zellmassen sind untereinander und mit dem Wulst durch Faserstränge verbunden. Zwischen dem apicalen und basalen Vorsprung der Hauptnervenmasse befindet sich das sogenannte Basalstück (Abb. 1, *b*), das bei *Lophopus* etwas länger ist als bei anderen Formen (Braem, Gerwerzhagen) und keine besondere Verdickung zeigt.

Links und rechts von der Medianebene gehen aus dem basalen Teil des Wulstes je ein feiner Faserstrang ab, der nach dem Dissepiment zu verläuft. Beide lassen sich nicht weiter verfolgen und werden den dorsalen Tentakelscheidennerven von *Cristatella* entsprechen, die auf demselben Weg das Ganglion verlassen. Ein nach dem Darm hin abgehender Nerv ließ sich nicht feststellen. Es ist auch hier möglich, daß dieselben Verhältnisse wie bei *Cristatella* vorliegen, bei der an verschiedenen Stellen des Ganglions feine Nerven austreten, die als ein Plexus den Darm überziehen.

Ein oraler Nervenring (Abb. 3), wie ihn Gerwerzhagen, Braem und Kraepelin von anderen Formen beschrieben haben, läßt sich auch bei *Lophopus* feststellen. Er entspringt — wie die Ganglionhörner — aus den lateralen Zellmassen der Pharynxwand des Ganglions und ver-

läuft über dem Ringkanal, der den auf dem dargestellten Längsschnitt (Abb. 3) zum Teil tangential getroffenen Pharynx umzieht. Der Ringkanal besitzt ein sehr enges Lumen, das mit einem feinen, oftmals kaum sichtbaren Plattenepithel ausgekleidet ist. Nach der abanalen Seite des Pharynx nehmen die Nervenfasern so stark ab, daß der orale Nervenring nicht vollkommen geschlossen beobachtet werden konnte. Jedoch erscheint es nach den Ergebnissen von KRAEPELIN, BRAEM und GERWERZHAGEN im Zusammenhang mit der sonst gefundenen Gleichartigkeit des Nervensystems der Phylactolämen kaum zweifelhaft, daß eine feine, auch mit Vitalfärbung (GERWERZHAGEN bei *Cristatella*) schwer darstellbare Verbindung auf der abanalen Seite vorhanden ist. Diese Frage besitzt jedoch keine so prinzipielle Bedeutung, wie ihr früher zugemessen wurde, da GERWERZHAGEN klar auseinandergesetzt hat, daß die Bezeichnung Schlundring im Sinne einer Homologisierung mit dem Schlundring der Anneliden nicht möglich ist.

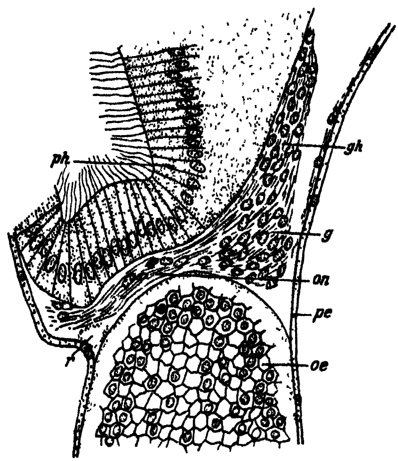


Abb. 3. Längsschnitt durch *Lophopus crystallinus*. *g* Ganglion, *gh* Ganglionhorn, *oe* Ösophagusepithel, *on* oraler Nervenring, *pe* Peritonealepithel, *ph* Pharynxepithel, *r* Ringkanal. Vergr. 400×.

2. Histologie des Ganglions. Die Kerne der Zellen des Ganglions (Abb. 4) zeigen in Größe und Struktur keine auffallenden Unterschiede zu den Kernen des Pharynxepithels oder des Peritonealepithels. Sie sind ziemlich gleichgroß, von unregelmäßig ovaler bis runder Gestalt und besitzen einen oder mehrere größere Chromatinklumpen, die durch ein feines Netzwerk mit den an der Kernmembran liegenden Chromatinkörnchen verbunden sind. Die von VERWORN gemachte, sich

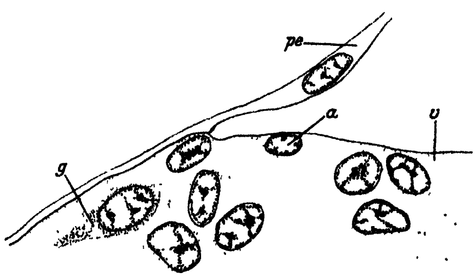


Abb. 4. Teilbild aus einem Querschnitt durch das Ganglion von *Lophopus crystallinus*. *a* auffallend kleiner Kern einer Ganglienzelle, *gz* Ganglienzelle, *pe* Peritonealepithel, *v* Vacuole. Vergr. 1480×.

auf *Cristatella* beziehende Angabe, die in der Mitte der Hauptmasse befindlichen Kerne seien besonders groß, kann bei *Lophopus* nicht bestätigt werden. Nur einige auffallend kleinere Kerne (Abb. 4, *a*) ließen sich beobachten.

Die zu diesen beiden Kernarten gehörigen Nervenzellen waren bei Eisenhämatoxylinfärbung (Heidenhain) nur selten erkennbar. Sie zeigen Spindelform (Abb. 4, *gz*) und sind als uni- oder bipolare Ganglien-

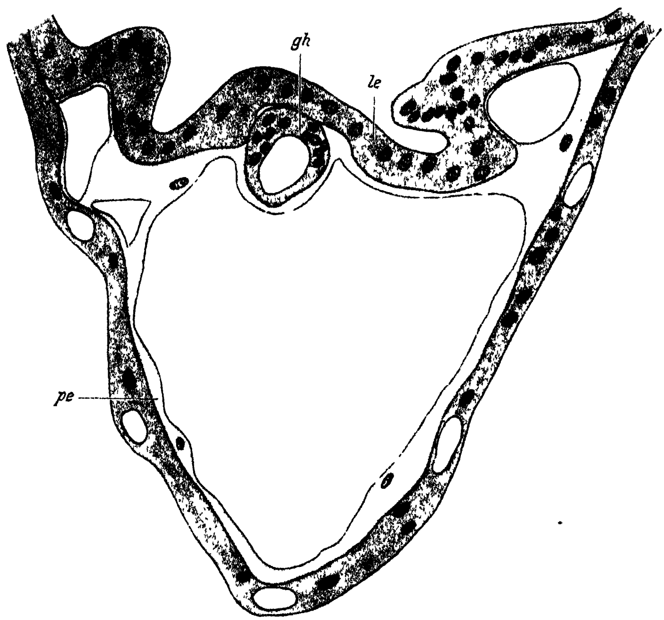


Abb. 5. Querschnitt durch einen Lophophor von *Lophopus crystallinus*. *gh* Ganglionhorn, *le* Lophophorepithel, *pe* Peritonealepithel. Vergr. 533 ×.

zellen anzusehen. Multipolarität konnte nicht beobachtet werden. Die Zellmasse hob sich durch stärkere Granulierung von der Punktsubstanz ab. Specifische Methoden zur Nervenzellendarstellung hatten keinen Erfolg (siehe II. Material und Methoden, S. 39). Die Fasersubstanz des Ganglions ist durchsetzt von kleinen Vacuolen (Abb. 4, *o*).

Diese histologischen Einzelheiten gelten in dem gleichen Umfang für Ganglion und Ganglionhörner.

3. Die Ganglionhörner. Vom distalen Ende der oben erwähnten seitlichen Verdickungen an der Pharynxseite des Ganglions aus ziehen in die Lophophorhöhle die Ganglionhörner hinein, die ebenfalls von

einer Höhle durchzogen sind. Dieser Hohlraum steht in direkter Verbindung mit der Hirnhöhle, er ist auch entwicklungsgeschichtlich derselben Herkunft (siehe Abschnitt III, B, S. 46). Die histologische Struktur gleicht, wie schon angegeben wurde, der des Ganglions vollständig. Man ist aus diesen Gründen berechtigt, mit GERWERZHAGEN die Ganglionhörner zum Centralorgan zu rechnen. Sie verlaufen in der

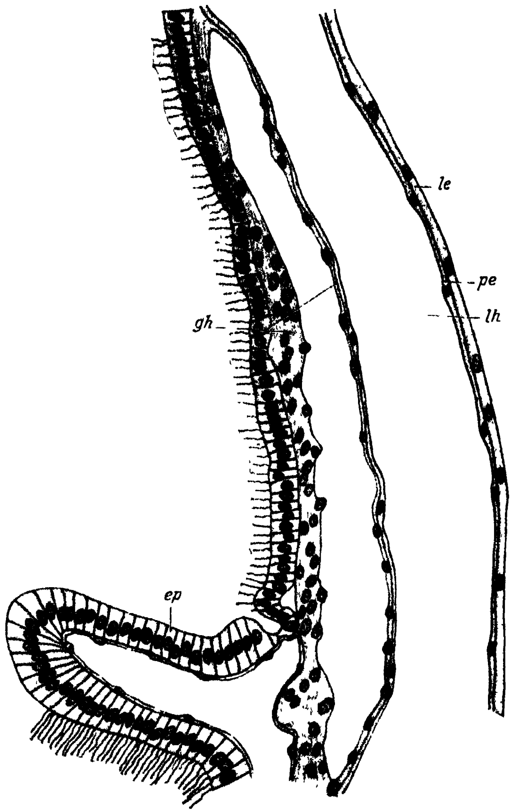


Abb. 6. Längsschnitt durch einen Lophophor von *Lophopus crystallinus*. *ep* Epistom, *gh* Ganglionhorn, *le* Lophophorepithel, *lh* Lophophorhöhle, *pe* Peritonealepithel Vergr. 400 ×.

Medianebene an der Decke der Lophophorhöhle zwischen dem Lophophorepithel und dem Peritonealepithel (Abb. 5, 6). Im Querschnitt (Abb. 5) sieht das Ganglionhorn ringförmig aus. Die obere Wand des Rohres ist etwa doppelt so stark wie die untere; in ihr finden sich in der Hauptsache die Kerne der Nervenzellen. Es lassen sich zwei Kernreihen rechts und links von der Medianebene des Lophophors unterscheiden, die den beiden Tentakelreihen, deren Innervierung die Gan-

glionhörner hauptsächlich dienen, entsprechen. Daß distalwärts, unter der Tentakelbasis, die Ganglienzellen zu Gruppen vereinigt sind, wie es GERWERZHAGEN von *Cristatella* berichtet, kann bei *Lophopus* nicht bestätigt werden (Abb. 5). Der Hohlraum der Hörner ist ziemlich weit und läßt sich bis zum zweiten Drittel des Lophophorarm's verfolgen. Die an dem nach dem Ganglion zu gelegenen Ende der Ganglionhörner dicht gehäuften Kerne der Ganglienzellen nehmen nach dem apicalen Ende zu schnell ab. In der Längsrichtung des Lophophors verlaufende Nervenfasern sind in allen Teilen der Ganglionhörner zu beobachten (Abb. 6), sowohl zwischen den Kernen, als auch in der von den Kernen fast freien unteren Hälfte des Rohres. Im Vergleich zu den anderen untersuchten Phylactolämenarten fällt auch hier — wie beim Ganglion — die Weite und Länge des Hohlraums auf.

Da das Vorkommen einer allseitig von Nervensubstanz umgebenen Höhle bei Wirbellosen eine auffallende Erscheinung ist, so wurde, obgleich bei anderen Phylactolämen von verschiedenen Autoren (KRAEPELIN, BRAEM, DAVENPORT) schon untersucht, eine Nachprüfung der Entwicklungsgeschichte des Ganglions bei *Lophopus* vorgenommen.

B. Entwicklung des Ganglions.

Auch bei der an Knospen studierten Entwicklung des Ganglions von *Lophopus* — wie bei der Morphologie des Nervencentrums — bestätigen die vorliegenden Untersuchungen die Ergebnisse früherer Autoren (DAVENPORT, BRAEM, KRAEPELIN) an anderen Phylactolämenarten.

Das Ganglion entsteht als Blase durch Einstülpung des Ectoderms vom Atrium (Munddarm KRAEPELINS) aus (Abb. 7 A—F). Nachdem die Einstülpung vollzogen ist (Abb. 7 A), verbindet noch ein feiner Kanal die Höhle des späteren Ganglions mit dem Atrium, und zwar in einem Stadium, in dem sich mesodermale Elemente noch nicht zwischen Enddarm und Ganglion eingeschoben haben. Abb. 7 B zeigt ein Stadium, bei dem die Stelle, wo der Kanal verlief, noch sichtbar ist, aber keine offene Verbindung zum Atrium mehr besteht, so daß damit das Ganglion zu einer rings geschlossenen Blase geworden ist. Die Grenzen der Zellmassen des Ganglions gegen das Atrium hin sind noch nicht scharf zu ziehen. Dieses Stadium ist durch die vollendete Einschiebung von Mesoderm zwischen Rectum und Ganglion gekennzeichnet. Das Bild 7 C zeigt das Ganglion als einen scharf umrissenen Komplex, die Hirnhöhle als einen länglichen Spalt, der schwach halbmondförmig mit den Enden gegen das Atrium hin gebogen ist. Die Kerne der Nerven-

zellen scheinen schon die Tendenz zu haben, sich peripher anzuordnen (wie es für das fertig ausgebildete Ganglion charakteristisch ist). Diese Gruppierung wird auf Abb. 7 D deutlicher. Hier hat sich der spalten-

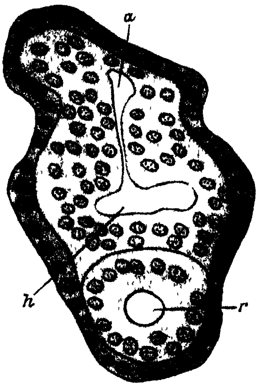


Abb 7 A.

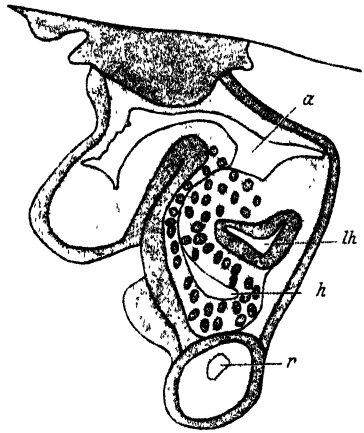


Abb. 7 B.

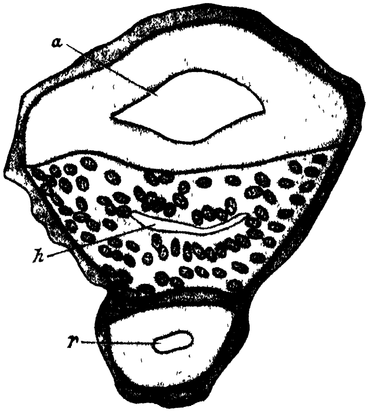


Abb. 7 C.

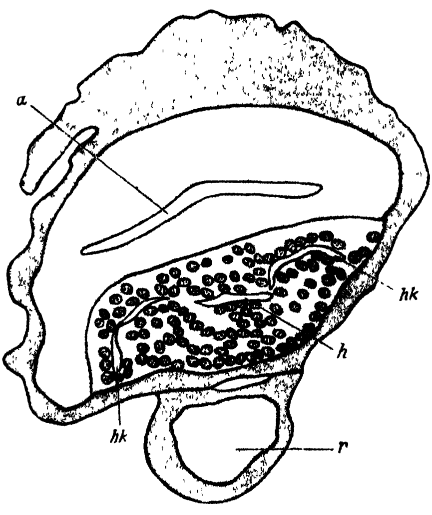


Abb. 7 D.

(Figurenerklärung siehe S. 48)

artige Hohlraum verlängert, und zwar sind Spitzen des Halbmondes nach der analen Seite umgebogen. Auf einer bestimmten Schnitthöhe ist er als zusammenhängend erkennbar, auf dem dargestellten, höher gelegenen Schnitt in drei Teile getrennt. Der mittelste Spalt stellt die

spätere Hirnhöhle dar. Die beiden rechts und links von ihr, mehr nach dem Atrium zu gerichteten Lumina werden zu den Kanälen der Ganglion-

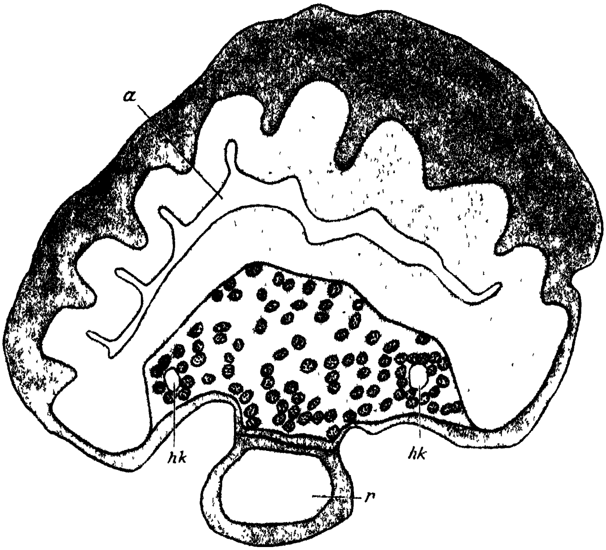


Abb. 7 E.

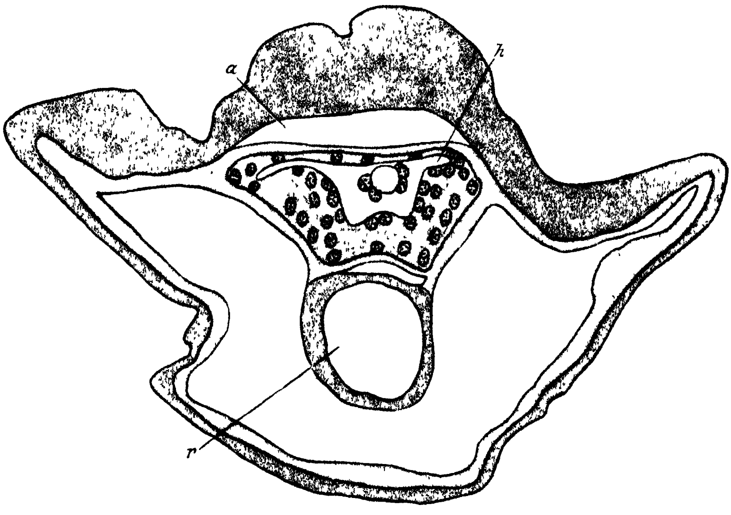


Abb. 7 F.

Abb. 7 A—F. Querschnitt durch verschiedene Entwicklungsstadien der Knospen von *Lophopus crystallinus*. *a* Atrium, *h* Hirnhöhle, *hk* Kanal des Ganglionhornes, *r* Rectum. Vergr. A, C—F: 400×, B: 560×.

hörner, die sich in der von DAVENPORT ausführlich an *Cristatella* geschilderten Weise ausbilden. Abb. 7 E, die einen über der Hirnhöhle geführten Schnitt durch ein späteres Stadium darstellt, läßt erkennen, daß diese zukünftigen Kanäle der Ganglionhörner bereits röhrenförmig geworden sind und dicht von Kernen umgeben werden. Aus der Tatsache, daß diese beiden Kanäle in der kompakten Zellmasse erscheinen, kann man den Umfang erkennen, den der Ganglionkomplex auf frühen Stadien im Verhältnis zur Gesamtknospe einnimmt. Nach der Abschnürung der Ganglionblase tritt nämlich eine lebhafte Zellteilung ein, die das Nervencentrum eine Größe erreichen läßt, die später kaum noch zunimmt. Ein letztes Stadium zeigt das Ganglion bereits in seiner charakteristischen Form (Abb. 7 F). Der Hohlraum hat oben noch nicht den endgültigen Umfang erreicht. Diese Knospe besitzt schon die für das Phylactolämenganglion so kennzeichnende Furche, die in den Hauptwulst eingesenkt ist. Nach den beiden am Pharynx gelegenen Ecken verlaufen von der analen Wand zwei dicke Seitenteile, die später für den Aufbau des analen Wulstes verbraucht werden, so daß von ihnen nur noch der endgültige dünne Belag übrigbleibt. Die im Lumen sichtbare Zellinsel ist ein angeschnittenes Stück des basalen Teiles. Die an den Pharynx grenzende Wand besteht nur noch aus einer feinen Lamelle (während in früheren Stadien, auf Abb. 7 C und D, eine ziemlich kompakte Masse sichtbar ist). Die Kerne liegen nicht mehr so dicht gedrängt wie auf den Schnitten, die Abb. 7 C und D darstellen. Diese Erscheinung steht im Zusammenhang damit, daß die Ganglionhörner von der Zellsubstanz des embryonalen Ganglions aufgebaut werden und die Fasersubstanz zugenommen hat. Fasern sind auf dem letzten Stadium (Abb. 7 F) deutlich sichtbar. Sie verlaufen rechtwinkelig zur Medianlinie; ringförmige Anordnung ist nicht erkennbar. Auf früheren Stadien kann nicht einwandfrei von Fasern gesprochen werden. Der Kanal des Ganglionhornes ist noch von einem einfachen Ring von Kernen umgeben. Erst später — mit Ausbildung der Fasermasse im Ganglionhorn — findet man die in Abschnitt III, A (S. 45) geschilderte Anordnung der Kerne in zwei Reihen.

Analoge Verhältnisse zu dieser Entwicklung des Ganglions, also Einstülpung des Ectoderms und Abschnürung zu einer Blase mit großem Innenraum, finden sich nach meinen Kenntnissen nur bei der Ausbildung der Scheitelgruben des Skorpions (BRAUER) und der Medullarrinne der Wirbeltiere.

IV. Untersuchungen an Gymnolämen.

A. Lage, Gestalt und Histologie des Ganglions von Flustrella hispida.

Das Ganglion der Gymnolämen ist bei einer Anzahl von Arten oberflächlich bekannt; meist existieren nur Bemerkungen im Zusammenhang mit anderen anatomischen Untersuchungen (Nitsche, Freese, Kraepelin, Schulz, Calvet, Gerwerzhagen, Marcus, Borg u. a.). Manche der Verallgemeinerungen, die von den früheren Autoren gemacht wurden, können nach den vorliegenden Untersuchungen nicht in vollem Umfang aufrechterhalten werden.

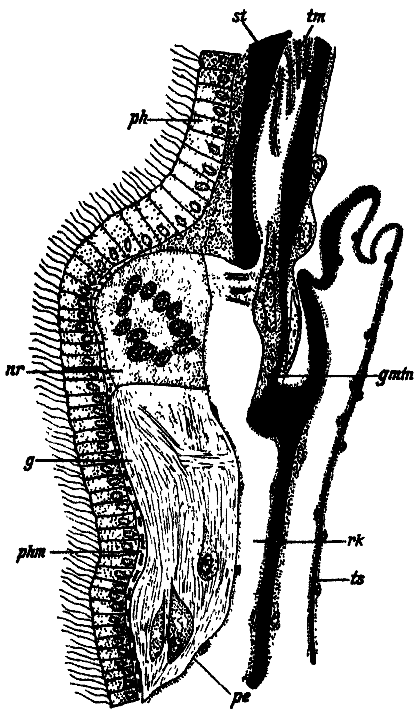


Abb. 8. Längsschnitt durch das Ganglion von *Flustrella hispida*. *g* Ganglion, *gmtn* Ganglienzelle eines motorischen Tentakelnerven, *nr* Nervenring. *pe* Peritonealepithel, *ph* Pharynxepithel, *phm* Muskelschicht des Pharynx, *rk* Ringkanal, *st* Stützmembran, *tm* Tentakelmuskeln, *ts* Tentakelscheide. Vergr. 910 ×.

Die Ergebnisse wurden durch Schnittbilder und vital gefärbtes Material gewonnen, so daß eine Kontrolle der beiden Methoden untereinander möglich war. Die Zeichnungen der Methylenblaubefunde wurden nach den lebenden Tieren angefertigt, einige der Bilder sind kombiniert (jeweils unter der Abbildung angegeben).

Das Ganglion von *Flustrella hispida* (Abb. 8—12) liegt — wie es für das Nervencentrum der Bryozoen allgemein gilt — an der analen Seite des Pharynx zwischen dem den Ringkanal auskleidenden Peritonealepithel und der Muskelschicht des Pharynx. Den größten Durchmesser hat das Ganglion in seiner Längsachse (Abb. 8). Sie ist etwa dreimal so lang wie die Dicke und nicht ganz doppelt so lang wie die Breite. Proximalwärts verjüngt sich die Ganglienmasse (Abb. 8) und läßt die Darmnerven austreten, während sie distal ziemlich abgestumpft ist. In Frontalansicht sieht der Komplex etwa wie ein mit der Spitze nach unten gerichtetes Ei aus (Abb. 11). Bei Lebendfärbungen ist das Ganglion keineswegs deutlich umrissen, ein Mangel, der in dem Wesen

der Methylenblaufärbung begründet ist. Vitalfärbungen für die Nervendarstellung sind bekanntlich sehr unsichere, unvollständige Methoden und von einer großen Anzahl von Imponderabilien abhängig. Gerade bei Gymnolämen haben schon einige Forscher (CALVET, GERWERZHAGEN, MARCUS) die Methylenblaufärbung versucht und sind zu keinem Resultat (CALVET) oder zu unvollständigen Ergebnissen (GERWERZHAGEN, MARCUS) gelangt. Wenn auch dort diese Unvollständigkeit sich hauptsächlich auf die peripheren Nerven bezieht (auf die der Hauptwert gelegt wurde), so scheint es doch fast unmöglich zu sein,

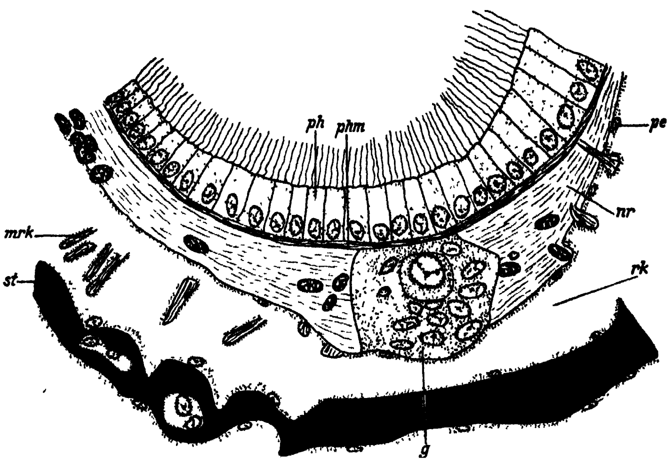


Abb. 9. Querschnitt durch das Ganglion von *Flustrella hispida*. Distaler Teil. *g* Ganglion, *mrk* Muskeln des Ringkanals, *nr* Nervenring, *pe* Peritonealepithel, *ph* Pharynxepithel, *phm* Muskelschicht der Pharynxschicht, *rk* Ringkanal, *st* Stützmembran. Vergr 840×.

mit dieser Methode so klar und eindeutig die Struktur des Centralorgans der Gymnolämen zu zeigen, wie es GERWERZHAGEN bei *Cristatella* gelang. Bei *Flustrella hispida* ergab sich die Darstellung der Fasersubstanz am besten an den Stellen, an denen die Fasermasse dünn war und die Fasern sich nicht kreuzten, also z. B. an dem Austritt der Nervenfasern aus dem Ganglion nach dem Darm. Der an der analen Seite ziemlich kräftige Nervenring färbte sich meist diffus blau (ohne Nervenfasern zu zeigen). Daher ist auch nie in den Abbildungen, die ich von lebend gefärbten Objekten hergestellt habe, Faserung eingezeichnet worden, obgleich Schnittbilder zeigten, daß eine solche vorhanden war. Die Fasern des Ganglions scheinen sich noch schwerer darstellen zu lassen als die des Nervenrings, so daß die Begrenzung des Ganglions auf Abb. 11 nach Schnittbildern (Abb. 12) eingezeichnet

wurde, um eine bessere Anschauung zu geben. Andeutungen eines Umrisses konnten ab und zu bemerkt werden, jedoch meist in einem Stadium, in dem das darüber- und darunterliegende Gewebe so stark mitgefärbt war, daß die Nervenfärbung illusorisch wurde (siehe S. 40). Nur einige prägnante Elemente wurden daher dargestellt. Es ist möglich, daß die Schwierigkeit, die Struktur des Ganglions vital zu färben, mit der starken Verflechtung der Fasern an den nicht färbbaren Stellen zusammenhängt. Die im Ganglion nicht vital gefärbten Teile (Abb. 11) zeigen gerade auf Schnitten (Abb. 8) ein Kreuz und Quer von Fasern.

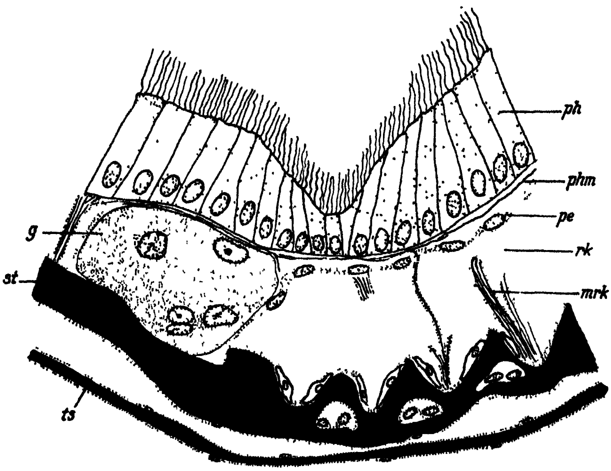


Abb. 10. Querschnitt durch das Ganglion von *Flustrella hispida*. *g* Ganglion, *mrk* Muskeln des Ringkanals, *pe* Peritonealepithel, *ph* Pharynxepithel, *phm* Muskeln des Pharynx, *rk* Ringkanal, *st* Stützmembran, *ts* Tentakelscheide. Vergr. 840.

Die Faserzüge des Ganglions verlaufen hauptsächlich in der Längsrichtung, also von oben nach unten (Abb. 8). Nur im oberen Drittel nehmen sie durchweg eine andere Richtung ein, bedingt durch die zum Nervenring abgehenden Bündel. Auf dem Längsschnitt tritt diese Tatsache deutlich hervor. Man sieht, wie die Fasern schräg oder wagerecht verlaufen, also angeschnitten oder nur zum Teil längs getroffen sind, in Übereinstimmung mit dem auf Abb. 11 angedeuteten Verlauf der vom Ganglion zum Nervenring abgehenden Stränge. Aber auch in den unteren zwei Dritteln des Querschnittes kann man quergeschnittene, als Punkte gezeichnete Nervenfasern bemerken. Von diesen Querverbindungen ist ein Faserzug auf Abb. 11 zu sehen. Er verbindet zwei große Ganglienzellen und zeigt in der Mitte eine stark gefärbte Bipolare.

Schnittbilder bestätigen diese Verhältnisse aufs schönste (Abb. 12). Man erkennt deutlich die drei Ganglienzellen an ihrer Form und Lage wieder. Die beiden links und rechts von der Bipolaren liegenden Zellen sind von sehr langgestreckter Form; die Längsachse liegt in der Richtung der nach dem Darm abgehenden Fasern, d. h. die Längsachsen beider Zellen divergieren nach oben. Aus ihnen treten verschiedene Nerven aus, am unteren Ende und in der Mitte. Von diesen Nerven wird noch bei der Besprechung des peripheren Systems die Rede sein. Zwei weitere Ganglienzellen liegen etwas höher und mehr nach der Medianebene zu (Abb. 11). Eine von ihnen ist typisch bipolar, während es bei der anderen nicht in allen Präparaten deutlich war, ob die Zahl der Pole zwei oder mehr betrug. Sie liegen mit dem distalen Teil im Bereich der nach dem Nervenring abgehenden Stränge. Auf Schnitten fanden sich an dieser Stelle mehrere gleichartige Zellen, so daß nicht zu entscheiden war, welche von ihnen mit den vital gefärbten Ganglienzellen identisch sind. An ihnen waren abgehende Nervenfasern nicht zu sehen. Daß das Ganglion bedeutend mehr Zellen besitzt, als bei Vitalfärbung gesehen wurden, beweisen Abb. 9 und 10, zwei in verschiedener Höhe geführte Querschnitte.

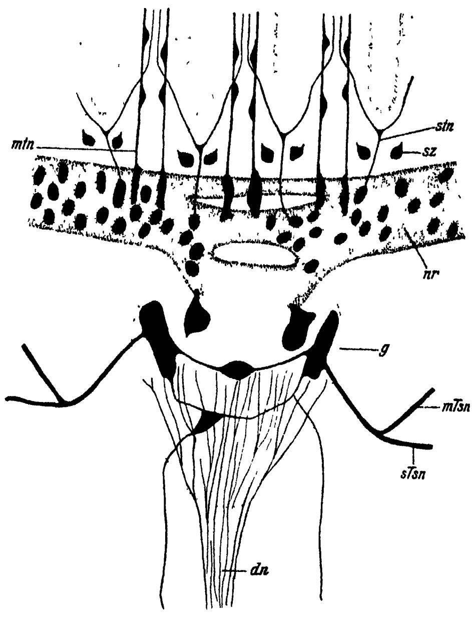


Abb. 11. Centralnervensystem und Tentakelnerven von *Flustrella hispida*. Methylenblau. Kombiniert. *dn* Darmnerven, *g* Umrißlinie des Ganglions (nach Schnittbildern eingezeichnet), *mtn* motorische Tentakelnerven, *mTsn* motorischer Tentakelscheidennerv, *nr* Nervenring, *stn* sensorischer Tentakelnerv, *sTsn* sensorischer Tentakelscheidennerv, *sz* Sinneszelle.

Am Nervensystem von *Flustrella hispida* lassen sich auf Schnitten drei verschiedene Arten von Ganglienzellen unterscheiden, von denen zwei Arten im Ganglion vorkommen. Zellen der größten Art sind in Abb. 9, im Centrum des Ganglions und in Abb. 12 gezeichnet. Man kann von diesen Zellen, die einen kugeligen Kern mit einem zarten

Chromatingerüst und einen in manchen Fällen sichtbaren langgestreckten, im Querschnitt runden Protoplasmakörper besitzen, vier oder fünf Stück in jedem Ganglion feststellen. Zwei von ihnen entsprechen der Lage nach den beiden proximalen Zellen der Abb. 11, eine dritte liegt — wie schon oben erwähnt — zwischen diesen beiden (Abb. 12). Die in Abb. 9 gezeichnete central liegende Zelle wurde mit Vitalfärbung nicht sichtbar.

Weiterhin finden sich im Ganglion kleinere, etwa halb so große Kerne von der Größe und Form der Pharynxepithelkerne, die ebenfalls ein zartes Chromatingerüst, zuweilen auch einen Nucleolus zeigen. Ab und zu wird der zu ihnen gehörige Zellkörper (Abb. 8) sichtbar, der uni- oder bipolar ist.

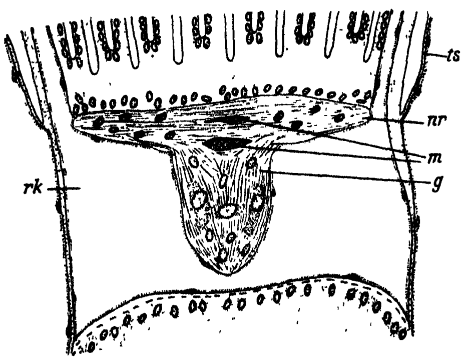


Abb. 12. Tangentialschnitt durch *Flustrella hispida*. Zwei Schnitte kombiniert. *g* Ganglion, *m* Mesoderm, *nr* Nervenring, *rk* Ringkanal, *ts* Tentakelscheide. Vergr. 350×.

Die dritte Art von Ganglienzellen, die ausschließlich im Nervenring vorkommt (Abb. 8, 9, 14, 15), unterscheidet sich von der zuletzt erwähnten Art nur durch größeren Chromatingehalt, den auch CALVET am Nervenring anderer Gymnolämen schon beobachtet hat.

Vergleicht man das Ganglion von *Flustrella hispida* mit den Angaben, die darüber in der Literatur von anderen Gymnolämen vorliegen, so fällt vor allen Dingen der Unterschied in Größe und Form auf. Meist finden wir es beschrieben als einen Knoten, bestehend aus wenigen (4—10) Ganglienzellen, während in Wirklichkeit bei *Flustrella* ein bedeutend umfangreicheres Gebilde mit nachweislich über 25 Zellen vorliegt (die genaue Zahl ist nicht feststellbar und variiert sicherlich). Eine Trennung in Rinden- und Fasersubstanz, wie sie z. B. SCHULZ bei *Membranipora membranacea* und KRAEPELIN bei *Paludicella* beschreibt, ist bei *Flustrella* nicht vorhanden. Es ist möglich, daß manchmal der volle Umfang des Gymnolämenganglions nicht erkannt wurde. Wie aus meinen Präparaten hervorgeht, ist man nur bei besonders gut fixierten Tieren in der Lage, die Verhältnisse richtig zu sehen. Ferner ist in der Literatur keine Beobachtung mitgeteilt, die besagt, daß zwei verschiedene Arten von Zellen im Ganglion zu finden sind.

Die von MARCUS angeführte Tatsache, daß *Farella* sechs verschieden große »Ganglienzellen oder Zellkomplexe« besitzt, ist wohl dahin zu entscheiden, daß es sich um Ganglienzellgruppen handelt (wie es auch HANSTRÖM wiedergibt). Wären es sechs Zellen, so besäßen sie eine ganz außerordentliche Größe; es würde sich dann lohnen, Schnittbilder zu prüfen.

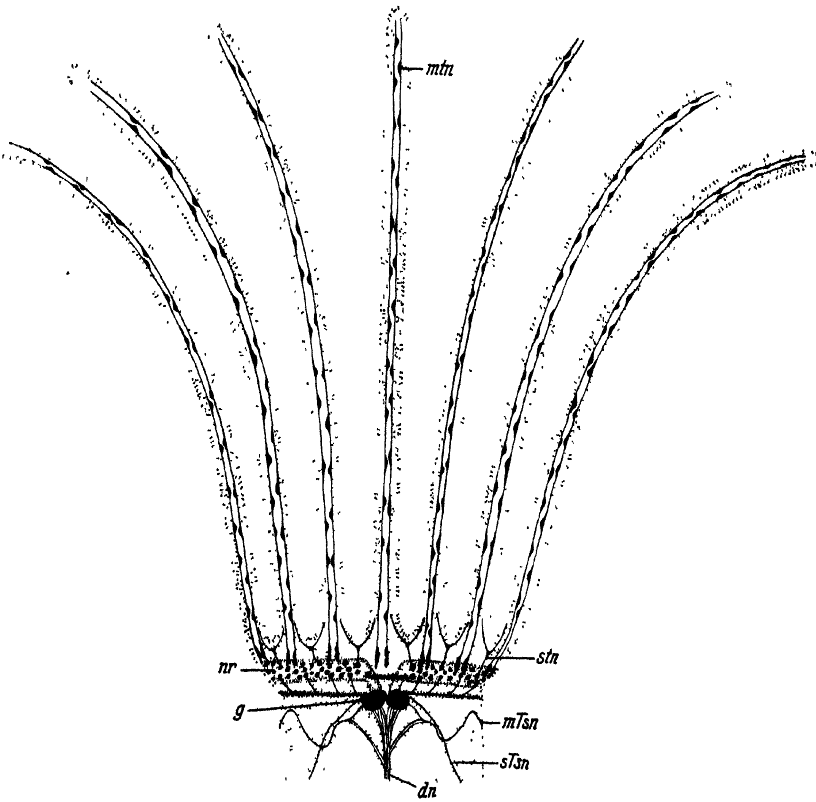


Abb. 13. Innervierung der Tentakelkrone von *Membranipora membranacea*. *g* Ganglion, *mtn* motorischer Tentakelnerv, *mTsn* motorischer Tentakelscheidennerv, *nr* Nervenring, *stn* sensorischer Tentakelnerv, *sTsn* sensorischer Tentakelscheidennerv. Methylenblau. Kombiniert. Die sensorischen Tentakelnerven sind nur bis zum Eintritt in die Tentakel eingezeichnet.

Die in Abb. 13 dargestellten runden Zellkomplexe, die das Ganglion von *Membranipora membranacea* bedeuten, sollen hier nicht zum Vergleich und zur Diskussion herangezogen werden, da an dieser Art nur wenige Färbungen versucht wurden; diese dienten vor allen Dingen der Darstellung der peripheren Nerven.

B. Das periphere Nervensystem von Flustrella hispida und Membranipora membranacea.

1. Der Nervenring.

Der Nervenring von *Flustrella,* der sich vom Ganglion aus über dem Ringkanal um den Pharynx zieht, besitzt eine Stärke, die mit den mächtigen Ganglionhörnern bei den Phylactolämen verglichen werden kann. Er ist massiv und zeigt einen unregelmäßig runden Querschnitt (Abb. 8, 14). Peripher liegen die Kerne, im Zentrum verlaufen die Fasern. Nach dem Ganglion zu verstärkt er sich im basalen Teil bis zur Dicke des Ganglionquerschnittes (Abb. 9). Nach der Medianebene zu, also direkt über dem Ganglion, nehmen die Zellen an Zahl ab (Abb. 11, 12). Der auf Abb. 8 dargestellte Schnitt ist nicht genau median geführt; er trifft die Symmetrieebene nur am unteren Ende des Bildes. Daher zeigt der Querschnitt des Ringes den charakteristischen Kranz von Kernen.

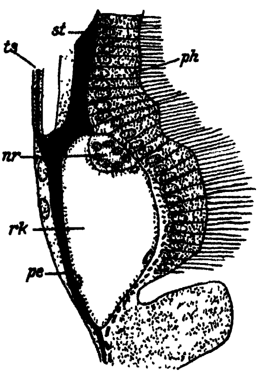


Abb. 14 Teil eines Langsschnittes durch *Flustrella hispida*. *nr* Nervenring, *pe* Peritonealepithel, *ph* Pharynxepithel, *rk* Ringkanal, *st* Stützmembran. *ts* Tentakelscheide. Vergr. 400×.

Die Zellkerne des Nervenringes sind in ihren unterscheidenden Kennzeichen zu denen der Zellen des Ganglions betrachtet worden (S. 53). Hinzuzufügen wäre, daß auch hier im Schnitt nur bipolare Zellen gefunden wurden. Die bei Vitalfärbung sichtbaren Elemente sind ihrer Form und Größe nach als Kerne, nicht als Zellen anzusehen. Ihre Form ist oval bis rund, ihre Größe nicht sehr verschieden.

Von dem Teil des Ganglions aus geht links und rechts von der Medianebene je ein Faserstrang in den Ring. Über dem Ganglion ist der Nervenring durch zwei Commissuren verbunden, die keine Zellen enthalten (Abb. 11).

Durch eine sehr zarte Verbindung auf der abanalen Seite vollzieht sich die Schließung des Ringes (Abb. 15, 16). Er verläuft in etwa gleicher Dicke bis unter das abanale Tentakelpaar und wird plötzlich im distalen Teil zu einem dünnen Strang. Ob dieser Zellen oder nur Fasern enthält, kann nicht sicher entschieden werden. Die auf Abb. 15 sichtbaren Kerne sind ihrer Größe und Struktur nach eher dem Peritonealepithel zuzurechnen. Bei Lebendfärbung sind keine Kerne sichtbar (Abb. 16). Das histologische Bild (Abb. 15) gleicht vollkommen der von Kraepelin (Tab. II, Fig. 51) gegebenen Figur. Die von Mar-

CUS über dieses Bild geäußerten Zweifel halte ich daher auf Grund der vorliegenden Beobachtungen für nicht ganz berechtigt. Zwei parallele Ringe (Schlundring und Lophophorring) wie bei *Farella* sind nicht feststellbar. Eine Homologisierung des Nervenringes mit dem Schlundring von *Farella* (MARCUS) ist nicht möglich, denn diesen Schlundring verlassen keine Nerven. Daher ist der Nervenring von *Flustrella* dem Lophophorring von *Farella* gleichzusetzen, da beide die Tentakel innervieren. Aus demselben Grund würde er mit dem oralen Nervenring und den Ganglionhörnern der Phylactolämen zu homologisieren sein.

HANSTRÖM weist darauf hin, daß der bei *Farella* festgestellte Schlundconnectivring der wichtigste Unterschied im Nervensystem der gymno-

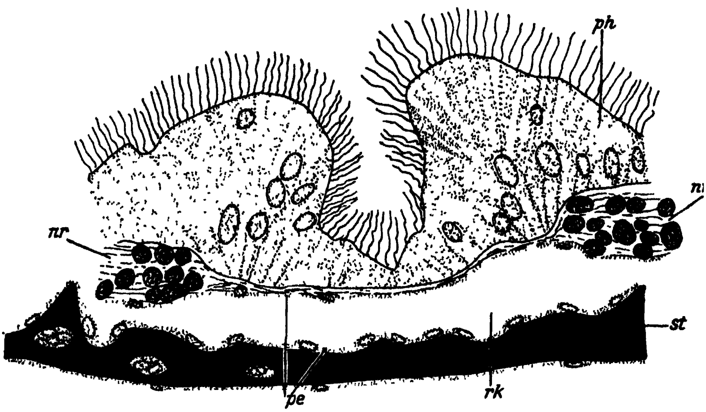


Abb. 15. Querschnitt durch *Flustrella hispida*. Abanale Seite. *nr* Nervenring, *pe* Peritonealepithel, *ph* Pharynxepithel, *rk* Ringkanal, *st* Stützmembran. Vergr. 910×.

lämen und phylactolämen Bryozoen ist. Es besteht theoretisch die Möglichkeit, daß in dem morphologisch einheitlichen Nervenring von *Flustrella* diese beiden Ringe enthalten sind. Dabei ist noch zu bedenken, daß anal (über dem Ganglion) und abanal der Ring durch eine feine Verbindung geschlossen ist. Das abanale Tentakelpaar wird nicht von dieser unter ihm entlang laufenden Verbindung aus innerviert (Abb. 16, siehe S. 63). Es könnte also sein, daß dieser Teil des Nervenringes der äußere Ausdruck für ein zweites, dem Schlundring bei *Farella* entsprechendes Connectiv ist. Allerdings ist auffallend, daß dann dieser hypothetische Schlundring bei *Flustrella* im distalen Teil des Nervenringes läge, während der Schlundring bei *Farella* sich proximal vom Lophophorring befindet. Ohne die Klärung dieser Tatsachen, die weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben muß, ist ein Vergleich des Nervensystems zwischen Gymnolämen und Phylactolämen, Bryozoen und

anderen Tiergruppen nur schwer möglich, wie überhaupt in der vorliegenden Untersuchung vergleichende Betrachtungen zwischen Bryozoen und ihren mutmaßlichen Verwandten unterlassen werden, da dafür unsere Kenntnisse des Nervensystems dieser Tiere noch viel zu gering sind.

Die Färbungen an *Membranipora membranacea* ergaben über die Verhältnisse auf der abanalen Seite keine Klarheit, auf der Ganglionseite (Abb. 13) erhielt ich ein ähnliches Bild wie bei *Flustrella*. Kerne über dem Ganglion fehlen, die Verbindung findet durch einen sehr feinen, zwischen zwei Ganglienzellen basal verlaufenden Strang statt. In der Höhe der beiden Ganglienkomplexe verläuft parallel zum eigentlichen

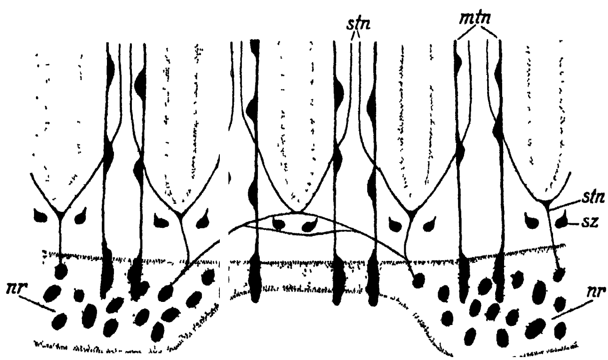


Abb 16. Nervenring und Tentakelnerven von *Flustrella hispida*. Abanale Seite. Methylenblau. Kombiniert. *mtn* motorische Tentakelnerven, *nr* Nervenring, *stn* sensorische Tentakelnerven, *sz* Sinneszelle.

Nervenring ein feiner, nur aus wenig Fasern bestehender, sich kräftig färbender Ring, der durch regelmäßig abgehende Nerven mit dem Hauptring verbunden ist. Der Lage nach wäre er dem Schlundring bei *Farella* (Marcus) gleichzusetzen, jedoch ist eine Homologisierung beider noch nicht möglich, da der Schlundring von *Farella* keine Verbindung mit dem Lophophorring zeigt. Das Bild, das Schulz (Tab. VI, Fig. 15) von den Strängen gibt, die aus dem Ganglion von *M. membranacea* in den Ringkanal treten, und die dazugehörige Beschreibung sind so unvollständig, daß man nicht darüber diskutieren kann. Auch Borgs Angaben über das Nervensystem von *Crisia* sind noch ergänzungsbedürftig.

2. Die Innervierung der Tentakel.

Über die Innervierung der Tentakel bei Gymnolämen gibt es bisher nur zwei Arbeiten. Gerwerzhagen hat an *Zoobotryon*, Marcus an *Farella* versucht, mit Methylenblaufärbung die Tentakelnerven dar-

zustellen. Im folgenden werden diese beiden, als vorläufige Mitteilungen bezeichneten Berichte ergänzt werden, so daß man sich ein etwas vollständigeres Bild von der Tentakelinnervierung bei den Gymnolämen machen kann. Lückenlos ist auch diese Beschreibung nicht; denn man hat — wie auch MARCUS bemerkt — stets mit der Speicherung und Excretion der Farbe im Tentakelectoderm zu kämpfen.

Wie bei *Cristatella* (GERWERZHAGEN), so sind auch bei *Flustrella* zwei Nervenbahnen zu unterscheiden: sensorische und motorische. MARCUS vermutet, daß die von ihm gefundenen Nerven von *Farella* motorisch sind und sensorische Fasern vorhanden sein müssen, aber nicht nachgewiesen werden konnten. GERWERZHAGEN kann bei *Zoobotryon* nicht entscheiden, ob der eine Nerv, der in jedem Tentakel verläuft, motorisch oder sensorisch ist. Überhaupt scheinen mir die Ergebnisse von GERWERZHAGEN noch sehr unvollständig zu sein; denn es ist kaum zu vermuten, daß so große Unterschiede allein bei den ctenostomen Formen vorhanden sind: bei *Zoobotryon* innerviert ein Nerv jeden Tentakel, bei *Flustrella* und sicherlich auch bei *Farella* zwei Nervenpaare.

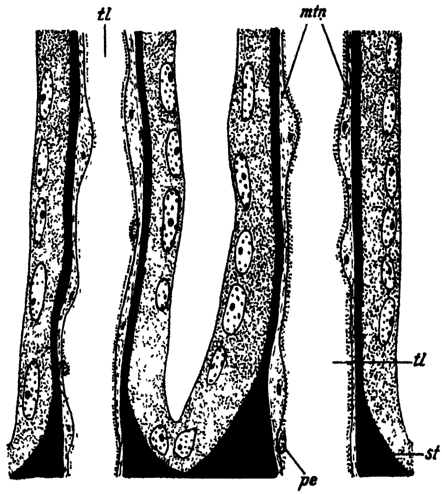


Abb. 17. Längsschnitt durch zwei Tentakel von *Flustrella hispida*. Basaler Teil. *mtn* motorische Tentakelnerven, *pe* Peritonealepithel, *st* Stützmembran, *tl* Tentakellumen. Vergr. 910×.

Peripher vom Nervenring liegen bei *Flustrella* an der Basis eines jeden Tentakels zwei Ganglienzellen (Abb. 11, 16, 18), wie es auch MARCUS für *Farella* beschrieben hat. Von diesen Ganglienzellen, die ein langgestrecktes, unregelmäßig spindelförmiges Aussehen besitzen, (die bei Vitalfärbung auftretende Unregelmäßigkeit der Form kann eventuell durch hypertonisches Seewasser entstanden sein, siehe BOZLER), und an denen keine Verbindung mit dem Nervenring nachweisbar war, zieht je ein kräftiges Nervenbündel an der Wand des Tentakellumens entlang bis zur Spitze. In unregelmäßigen Abständen findet man eine große Anzahl von Verdickungen eingeschaltet, die sich nicht immer paarweise gegenüberstehen, wie es MARCUS von *Farella* berichtet.

Hanström fügt bei der Wiedergabe der Beobachtungen von Marcus die mit einem Fragezeichen versehene Vermutung hinzu, daß es sich um Sinneszellen handeln könne. Nach meinen Beobachtungen ist dies ausgeschlossen, da diese Zellen gegen das Tentakellumen vorspringen, so daß keine Verbindung mit der Außenwelt besteht.

Schnittbilder (Abb. 8, 17, 19) zeigen über diese Nervenstränge folgendes. Die großen basalen Ganglienzellen sind in Längsschnitten

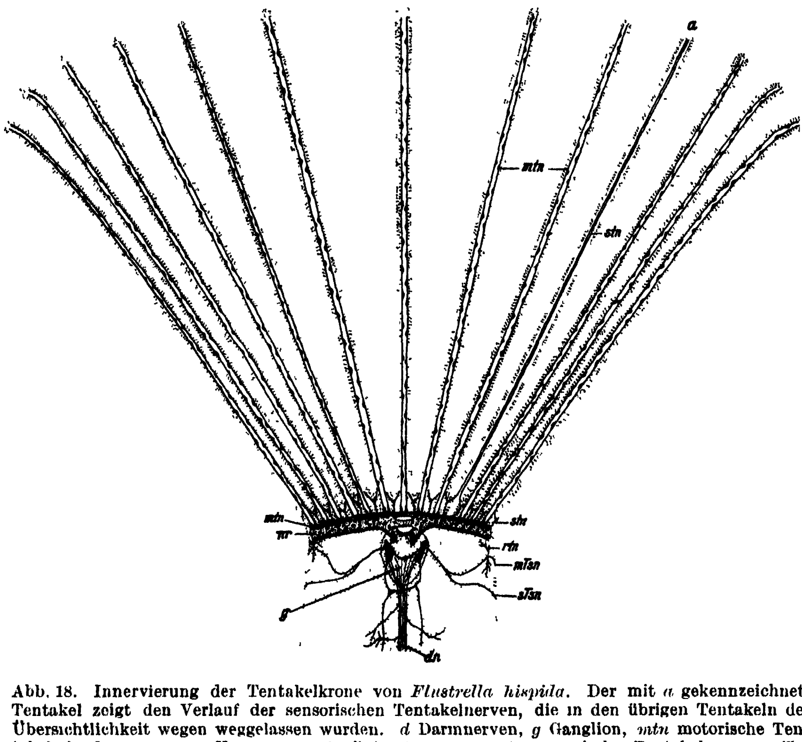


Abb. 18. Innervierung der Tentakelkrone von *Flustrella hispida*. Der mit *a* gekennzeichnete Tentakel zeigt den Verlauf der sensorischen Tentakelnerven, die in den übrigen Tentakeln der Übersichtlichkeit wegen weggelassen wurden. *d* Darmnerven, *g* Ganglion, *mtn* motorische Tentakelscheidennerven, *nr* Nervenring, *rtn* Retractornerven, *stn* sensorische Tentakelnerven, *sTxn* sensorische Tentakelscheidennerven Methylenblau. Kombiniert.

deutlich bemerkbar (Abb. 8). Sie liegen jenseits des Ganglions im Lumen des Ringkanals, mit der Ganglionseite durch ein zartes Mesodermband verbunden, in dem Muskeln verlaufen (Borgs Musculi constrictores canalis annularis). Man erkennt ihre Spindelform, einen ziemlich umfangreichen Plasmakörper und einen fein granulierten länglichen Kern, über dem man deutlich eine Faser nach dem Tentakel hin abgehen sieht. Die Verbindung mit dem Ganglion kann man sich in dem Mesodermband, das die Muskeln enthält, verlaufend denken, jedoch

ist ein histologischer Beweis für diese Ansicht nicht zu bringen. Im längsgeschnittenen Tentakel (Abb. 17) bemerkt man die charakteristischen Verdickungen wieder, die vielleicht als Ganglienzellen anzusehen sind. In ihnen liegt ein stärker färbbarer dunkler Klumpen, dem Kernnatur nicht ohne gewisses Bedenken zugesprochen werden kann. Sieht man jedoch die Bilder, die BOZLER von Bipolaren bei *Rhizostoma* gibt, so spricht ein Vergleich für eine Ganglienzellnatur. Faserige Struktur in der Längsrichtung ist deutlich bemerkbar. Der Tentakelquerschnitt (Abb. 19) zeigt lateral am Lumen, unter dem Peritonealepithel, je einen ovalen sehr schwach granulierten Körper mit stark lichtbrechendem Rand. Dieses Bild läßt sich kontinuierlich von den basalen Ganglienzellen bis zur Tentakelspitze verfolgen und zeigt auch die periodischen Verdickungen, die sich kräftiger färben. Diese Elemente wurden bereits von SILBERMANN bei *Alcyonidium*, von SCHULZ bei *Membranipora* u. a. beschrieben, aber als Kerne des Peritonealepithels. Daß außer diesen ovalen Körpern noch Kerne des Peritonealepithels, die stärker granuliert sind, existieren, geht aus meinen Präparaten hervor.

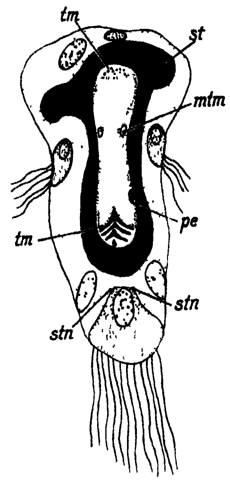


Abb. 19. Querschnitt durch einen Tentakel von *Flustrella hispida*. *mtn* motorischer Tentakelnerv, *pe* Peritonealepithel, *st* Stützmembran, *stn* Stellen, an denen die sensorischen Tentakelnerven verlaufen (nach Vitalfärbungen eingetragen), *tm* Tentakelmuskeln. Vergr. 1225×.

Daß hier motorische Nerven vorliegen, kann zwar mit einer motorischen Nervenendigung nicht bewiesen werden, unterliegt jedoch kaum einem Zweifel. Der Verlauf längs des Tentakellumens (wo auch die Muskelfasern sich finden) und die Unmöglichkeit, die Verbindung mit einer Sinneszelle zu zeigen (wie es für das andere Tentakelnervenpaar mit Sicherheit gelang), bestätigt die von MARCUS bereits ausgesprochene Vermutung. Wenn specifische Nervendarstellungsmethoden (Methylenblau, Imprägnationen) versagen, dann kann das histologische Bild bei der Zartheit des Objektes nicht den tatsächlichen Beweis bringen.

Die sensiblen Nerven entspringen aus den Zellen des Nervenringes, und zwar zieht sich intertentakulär eine sehr feine und nur mit großer Mühe durch Methylenblau färbbare Faser zu dem Raum zwischen der Basis zweier Tentakel. Dort gabelt sie sich Y-förmig auf, also in derselben Weise, wie es GERWERZHAGEN von den motorischen Tentakelnerven bei *Cristatella* beschrieben hat (Abb. 11, 16). Die Gabelstelle,

die ein glücklich geführter Längsschnitt ebenfalls deutlich erkennen läßt (Abb. 20), zeigt eine leichte Verdickung. Von da aus zieht jedes der beiden Gabelenden zur Innenseite der Tentakel und verläuft dort

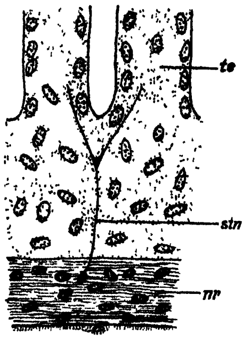


Abb. 20. Teilbild eines Längsschnittes durch *Flustrella hispida*. *nr* Nervenring, *stn* sensibler Tentakelnerv, *te* Tentakelectoderm. Vergr. 840×.

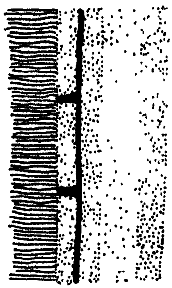


Abb. 21. Sensorischer Nerv und Sinneszellen im Tentakel von *Flustrella hispida*. Optischer Schnitt. Methylenblau. Vergr. 840×.

zwischen den Cilienzellen und dem Tentakelectoderm (Abb. 18). Diese Fasern sind bedeutend feiner als die motorischen Nerven. Zuweilen war es deutlich, daß eine an dem Nerv innerhalb der Cilienreihe liegende Zelle sich blau färbte, die als Sinneszelle anzusehen ist (Abb. 21). Diese Zellen sind zylindrisch, ein Sinneshärchen war nicht nachweisbar. Auf dieser Seite des Tentakels sind auch am ehesten Sinneszellen zu erwarten. Da durch den Cilienschlag Fremdkörper nach dem Mund zu, also nach der Innenseite der Tentakel hin und von der Außenseite weg befördert werden, so ist dort auch eine Sinneswahrnehmung zweckmäßig. An der Spitze der Tentakel habe ich bei *Flustrella* niemals eine Sinneszelle erkennen können. Bei *Membranipora membranacea*, wo mir der Nachweis der genau gleichen Innervierung der Tentakelkrone gelang (sie wird, da alles *Flustrella* betreffende auch für *Membranipora* in dem gleichen Umfang gilt, nicht weiter besprochen, siehe Abb. 13), konnten auch Sinneszellen an der Tentakelspitze (Abb. 22) gefärbt werden, die in Zusammenhang mit den sensiblen Nerven standen. An derselben Stelle wies Marcus ebenfalls nervöse Elemente nach, ohne die Verbindung mit den Nerven zu finden.

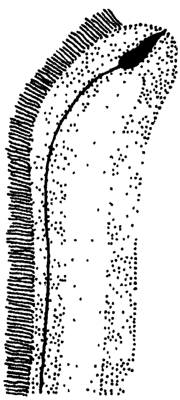


Abb. 22. Sensorischer Tentakelnerv und Sinneszelle an der Tentakelspitze von *Membranipora membranacea*. Methylenblau. Vergr. 840×.

Interessant ist die Innervierung der beiden abanalen Tentakel (Abb. 16) mit sensiblen Nerven. Da sich unter dem Intertentacularfeld, in dem dünnen abanalen Strang des Nervenringes, keine Ganglienzellen finden, muß die Nervenabgabe von dem starken Teil des Ringes aus geschehen. Dort gabelt sich auf jeder Seite je ein aus einer sehr weit medianwärts gelegenen Ganglienzelle austretendes Bündel. Die eine Faser verläuft direkt distal zur normalen Aufgabelung, während die medianwärts gelegene intertentakulär, eben zwischen die beiden abanalen Tentakel zieht. Dort treffen sich die Fasern von beiden Seiten, teilen sich wiederum, und jeder Nerv zieht in die noch zu innervierende Tentakelhälfte. Ob eine Überkreuzung oder Vereinigung und Trennung stattfindet, konnte nicht entschieden werden. Kurz vor dem Zusammentreffen beider spaltet sich noch eine Faser ab, die eine direkte Verbindung zwischen beiden Seiten herstellt.

Zwischen der Basis der motorischen Nerven und den noch ungegabelten sensiblen Nerven, also links und rechts an der Basis der Tentakel liegen direkt an der Oberfläche, im Tentakelectoderm, je eine, sich durch Methylenblau stark färbende Zelle, die eine charakteristische Form besitzt. Diese Zellen sind polygonal und laufen apicalwärts gegen die Oberfläche in eine feine Spitze aus (Abb. 11, 16). Sie zeigen keine Verbindung mit den Nerven der Umgebung, jedoch weisen verschiedene Tatsachen darauf hin, daß wir es mit Sinneszellen zu tun haben. Vergleicht man die bei Gerwerzhagen von *Cristatella* gegebenen Bilder, so ähneln jene den Sinneszellen des Mundrandes. Diese sind ebenso gelegen (nur daß mehrere zu Bündeln vereint sind) und tragen eine kleine Sinnesborste. Zwischen den Sinneszellen und den sensiblen Tentakelnerven kann man sich feine Fasern als Verbindung ausgespannt denken, die bei der Vitalfärbung nicht sichtbar werden. Auch Marcus hat an der Basis der Tentakel Elemente färben können, bei denen kein Anschluß nachweisbar war. Histologische Befunde gaben infolge der zahlreichen Tentakelectodermzellen keine sicheren Aufschlüsse.

3. Die Innervierung der Tentakelscheide.

Von dem großen proximalen Zellpaar des Ganglions von *Flustrella* aus (Abb. 11, 18, 23) entspringt nach beiden Seiten je ein Nerv, der sich bei Austritt aus dem Ganglion (Abb. 23) oder etwas entfernt davon (Abb. 11) teilt. Das distale Paar zieht (bei invaginiertem Tier, Abb. 23, *stsn*) subepithelial die Tentakelscheide entlang und löst sich in einen Plexus auf. Da dieser Plexus nur stückweise gefärbt werden konnte, wurde auf die vollständige bildliche Darstellung verzichtet. Ein Teil-

bild einer solchen Verzweigung zeigt Abb. 24. In diesen Plexus sind multipolare Ganglienzellen eingefügt. Das Hauptnervenpaar läßt sich lateral weiter bis zur Ansatzstelle der Tentakelscheide an der Orifizialpartie verfolgen, verzweigt sich dort und umschließt es basal mit einem Ringnerv (Abb. 23, 25, *rno*), von dem aus wiederum Fibrillen ab-

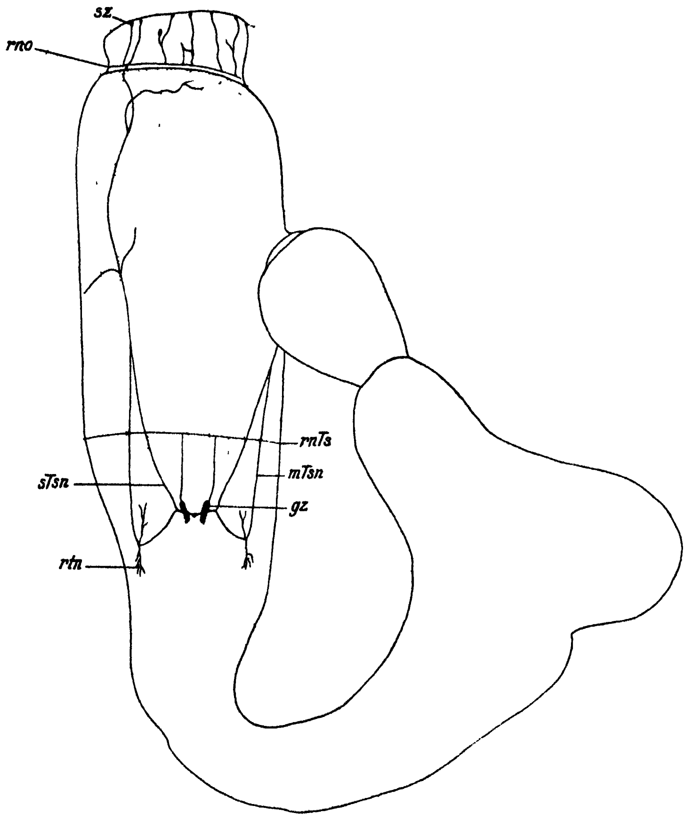


Abb. 23. Innervierung der Tentakelscheide von *Flustrella hispida*. *gz* Ganglienzelle, *mTsn* motorischer Tentakelscheidennerv, *rno* Ringnerv der Orifizialpartie, *rnTs* Ringnerv der Tentakelscheide, *rtn* Retractornerv, *sTsn* sensorischer Tentakelscheidennerv, *sz* Sinneszelle. Methylenblau. Kombiniert.

gehen, die am distalen Ende der Orifizialpartie in Sinneszellen endigen. Derartige Elemente stellte Marcus am Collare von ***Farella*** ebenfalls fest, jedoch ohne einen Zusammenhang mit einem Nerv zu erkennen. Diese beiden Tentakelscheidenlängsnerven können ohne weiteres den Tentakelscheidenlängsnerven von ***Zoobotryon*** und ***Farella*** gleichgesetzt werden. Nach den hier erörterten Befunden liegt eine sensorische

Nervenbahn vor, denn diese Nerven enden in Sinneszellen. Marcus gibt ebenfalls an, daß die Tentakelscheidennerven von *Farella* sensorisch sind, da von ihnen aus Sinneszellen im Cystid innerviert werden. Da das Cystid bei der von mir angewandten Methode (Isolierung des Polypids) nicht mitgefärbt wurde und eine Färbung wegen der Undurchsichtigkeit (im Gegensatz zu der Hyalinität von *Farella*) keinen Erfolg gehabt hätte, kann über Nerven in der Cystidwand nichts berichtet werden. Für die Ctenostomen besteht also die Tatsache, daß diese Tentakelscheidennerven sensorische Funktion besitzen. Gerwerzhagen beweist einwandfrei, daß die Tentakelscheidennerven von

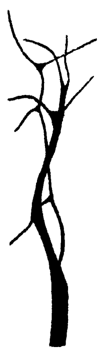


Abb. 24.

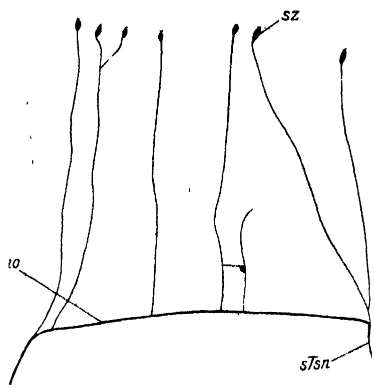


Abb. 25

Abb. 24. Teilbild einer Verzweigung des sensorischen Tentakelscheidennerven in der oberen Hälfte der Tentakelscheide von *Flustrella*. Methylenblau. Vergr. 910×.

Abb. 25. Orifizialpartie von *Flustrella hispida*. *rno* Ringnerv der Orifizialpartie, *sTsn* sensorischer Tentakelscheidennerv, *sz* Sinneszelle. Methylenblau. Kombiniert. Vergr. 560×.

Cristatella motorisch sind. Aber es besteht die Möglichkeit, daß spätere Untersuchungen an Phylactolämen sensible Tentakelscheidennerven ergeben werden. Gerwerzhagen gibt ja auch an, daß ungenügend beobachtete Sinneszellen in der Tentakelscheide vorhanden sind.

Aus der Spaltung des Nervenpaares, das aus dem Ganglion austritt, geht proximal von den sensiblen Tentakelscheidennerven ein zweites Paar (Abb. 23, *mTsn*) hervor, das plötzlich in einem spitzen Winkel apicalwärts umbiegt. An dieser Biegungsstelle verlassen je ein Faserzug den Nerv nach unten und oben. Der nach unten (beim invaginierten Tier, Abb. 23, *rtn*) gerichtete Nerv verzweigt sich in feine Fibrillen, von denen jede auf einem Faserbündel des Retractormuskels mit einer kleinen Endplatte aufsitzt (Abb. 26). Wohin der nach oben gerichtete Nerv verläuft, ist nicht feststellbar.

Nach der Umbiegung und der Abgabe dieser beiden Nerven nimmt das zweite Paar der Tentakelscheidennerven die Richtung auf die sensorischen Tentakelscheidennerven ein, mit denen es noch in der unteren Hälfte der Tentakelscheide zusammentrifft und mit ihnen zusammen verläuft (Abb. 23). Inwieweit dieses zweite Paar an dem Tentakelscheidungsplexus beteiligt ist, läßt sich nicht feststellen. Von den beiden großen proximalen Ganglienzellen aus geht noch ein drittes Nervenpaar genau distalwärts ab, um plötzlich in einen Ringnerv überzugehen. Dieser Ringnerv kreuzt die noch zu besprechenden Tentakel-

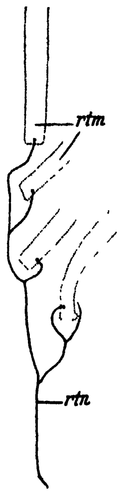


Abb. 26.

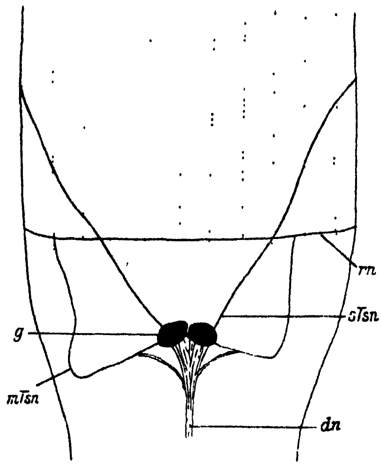


Abb. 27.

Abb. 26. Innervierung des Retractormuskels von *Flustrella hispida*. *rtm* Faserbündel des Retractormuskels, *rtn* Retractornerv. Methylenblau. Vergr. 740×.

Abb. 27. Innervierung der Tentakelscheide von *Membranipora membranacea*. *dn* Darmnerv, *g* Ganglion, *mTsn* motorischer Tentakelscheidennerv, *rn* Ringnerv der Tentakelscheide, *sTsn* sensorischer Tentakelscheidennerv. Methylenblau. Kombiniert.

scheidenlängsmuskeln (S. 69). Eine Innervierung dieser Muskeln vom Ring aus ist nicht zu erkennen gewesen; jedoch muß man bedenken, daß der Ring selbst nur sehr schwach durch Methylenblau gefärbt wurde. Abgehende Fibrillen wären daher kaum sichtbar gewesen. Dieser Ringnerv läuft unter den sensorischen Tentakelscheidennerven hindurch und berührt mit einer kleinen Verdickung das zweite Paar der Tentakelscheidennerven (Abb. 23).

Es ist sehr wahrscheinlich, daß dieses zweite Paar der Tentakelscheidennerven motorische Funktion hat. Von ihm aus gehen die Retractornerven ab, in Beziehung mit ihm steht ein Nervenring, der

wahrscheinlich die Längsmuskeln der Tentakelscheide versorgt. Sinneszellen haben in keiner Weise Verbindung mit ihm (der zur Orifizialpartie verlaufende Sinnesnerv läßt sich unabhängig von diesem Nervenpaar beobachten). Die Möglichkeit, daß dieses Nervenpaar im oberen Teil der Tentakelscheide, am Collare oder in der Cystidwand noch Muskeln zu innervieren hat, ist nicht von der Hand zu weisen.

Mit der Annahme, daß hier motorische Tentakelscheidennerven vorliegen, kann die Homologisierung mit den Tentakelscheidennerven von *Cristatella*, die ja als motorisch gelten, leichter geschehen. Bei *Cristatella* wären dann die beiden funktionell verschiedenen Nervenbahnen bis zum Ganglion so vereinigt, wie dies für *Flustrella* in der oberen Hälfte der Tentakelscheide gilt. GERWERZHAGEN hat ja deutlich gezeigt, daß die Innervation des Retractors auch bei *Cristatella* von diesen Nerven ausgeht. Der Retractormuskel von *Farella* steht nach MARCUS in keiner Beziehung zu den Tentakelscheidennerven, sondern dessen Nerven entspringen selbständig aus dem Ganglion.

Bei *Membranipora* liegen folgende Verhältnisse vor (Abb. 27). Beim invaginierten Tier entspringt proximal ein Nervenpaar, das — wie der motorische Nerv von *Flustrella* — plötzlich nach der Tentakelscheide zu abbiegt. Kurz nach der Umbiegungsstelle spaltet sich ein feiner Nerv (Retractornerv?) ab, der sich nicht weiter verfolgen ließ. An der Basis der Längsmuskeln der Tentakelscheide verläuft ein Ringnerv, mit dem sich das vom Ganglion kommende Bündel trifft. Ob der letztgenannte Nerv über den Ring hinaus weiter nach der Spitze zu verläuft, kann nicht angegeben werden.

Aus dem distalen Teil des Ganglion entspringt ein weiteres Nervenpaar, das direkt in die Tentakelscheide zieht und bis in die Orifizialpartie zu verfolgen ist. Sinneszellen waren dort nicht einwandfrei feststellbar, jedoch konnten Elemente bemerkt werden, welche die Anwesenheit von Receptoren vermuten lassen.

Aus der Lage und dem Verlauf dieser beiden Nervenpaare ist zu schließen, daß sie den motorischen und sensorischen Tentakelscheidennerven von *Flustrella* homolog sind. Unterschiede bestehen im Ursprung, der hier getrennt ist, während bei *Flustrella* beide Paare ein kurzes Stück nach dem Austritt aus dem Ganglion vereinigt sind, und in einer Verbindung, die zwischen dem Darmnerven und dem wahrscheinlich motorischen Tentakelscheidennerv besteht (bei *Flustrella* nicht vorhanden). Beide Tatsachen sprechen nicht gegen die Annahme, daß die gleiche funktionelle Trennung wie bei *Flustrella* vorliegt.

4. Das sympathische Nervensystem.

Über die Innervation des Darmes war am wenigsten Klarheit zu gewinnen. Marcus berichtet, daß er — bis auf kleine, unzusammenhängende Stückchen — bei *Farella* überhaupt keinen Darmnerven gesehen hat. Gerwerzhagen gibt von *Zoobotryon* ein Nervenpaar als Darmnerven an, mit denen der bei *Flustrella* gefundene Darmnerv nicht verglichen werden kann.

Vom Ganglion aus verläuft bei *Flustrella* und *Membranipora* (Abb. 11, 13, 18) den Oesophagus entlang ein sehr lockerer Nervenstrang (*dn*) aus feinen Fibrillen, die seitlich in die Epithelien des Verdauungstractus abgehen. Der von Nitsche bei *Membranipora membranacea* gesehene und auf Tab. II, Fig. 1 seiner Publikation dargestellte Strang ist also tatsächlich mit dem Darmnerv identisch. Seine Vermutung bestätigt sich trotz der in der Literatur geäußerten Zweifel.

Außerdem treten in der Richtung des Oesophagus aus den proximalen Ganglienzellen des Nervenzentrums je ein Nerv aus, der über den Darmnerven verläuft (Abb. 11). Kurz nach dem Austritt findet durch eine Quercommissur eine Vereinigung der beiden Nerven statt. An dieser Stelle ist asymmetrisch, in der Aufsicht links, eine tripolare Ganglienzelle eingeschaltet, von der aus wiederum ein Faserbündel den Darmnerv begleitet. Rechts liegen die Verhältnisse so, daß sich ohne eine Ganglienzelle ein Nerv abspaltet, der längs des Oesophagus verläuft. Dieses Nervenpaar ist nicht sehr weit zu verfolgen, auch abgehende Fibrillen waren nicht zu sehen. Eine Deutung dieser Nerven, deren Färbung fast regelmäßig gelang, vermag ich nicht zu geben.

Zwischen den Muskelzellen des Darmes wurden gelegentlich feine Fibrillen bemerkt, die kurze Strecken zu verfolgen waren und zweifellos aus dem Darmnerv stammten. Ein zusammenhängendes Bild ergab sich nicht, auch Endplatten an den Muskelzellen wurden nicht gesehen. Die Muskelzellen und später die Epithelzellen des Darmes färbten sich außerordentlich stark mit Methylenblau, so daß die Nervenfibrillen nicht mehr zu erkennen waren.

C. Das Muskelsystem der Tentakelscheide und des Polypids von Flustrella hispida.

Bei der Darstellung des peripheren Nervensystems von *Flustrella hispida* durch Methylenblau wurde ein fast vollständiges Bild des Muskelsystems der Tentakelscheide und des Polypids gewonnen, das an günstig geführten Schnitten ergänzt und nachgeprüft werden konnte. Die Ehrlichsche Triacidfärbung, nach deren Anwendung auch sehr feine Muskelfasern durch ihr rotes Aussehen deutlich hervortraten, erwies sich als außerordentlich brauchbar.

In der Literatur existiert nur eine sehr kurze Beschreibung der Polypidmuskulatur von *Zoobotryon* durch GERWERZHAGEN, der ebenfalls mit Methylenblau vital färbte. Die Bemerkungen anderer Autoren über die Polypidmuskulatur der Gymnolämen beziehen sich auf Schnittbilder. Retractor und Parietalmuskeln, die bekannt sind, wurden nicht berücksichtigt. Die an *Flustrella* gewonnenen Ergebnisse bestätigen den Bericht von GERWERZHAGEN, der aber — wie ja auch seine Beschreibung des Nervensystems — nicht vollständig zu sein scheint.

1. Die Muskeln der Tentakelscheide.

Die Muskulatur der Tentakelscheide besteht nur aus Längsmuskelfasern, die sehr fein sind und (beim invaginierten Tier) etwa in der Höhe der Tentakelbasis beginnen (Abb. 28, *tsm*). Sie sind proximal

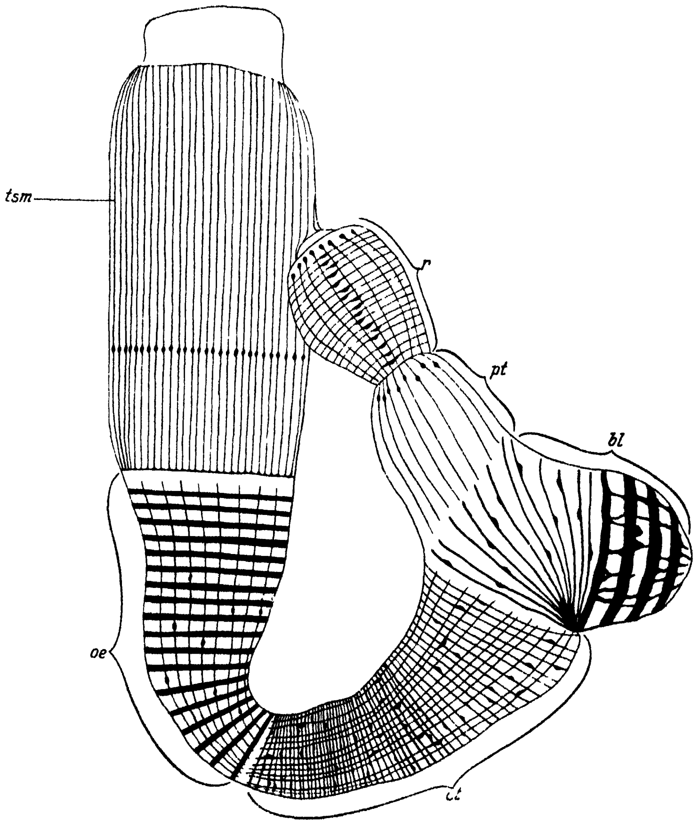


Abb 28. Übersichtsbild über die Muskulatur des Polypids von *Flustrella hispida*. *bl* Blindsack, *ct* Cardialteil, *oe* Ösophagus, *pt* Pylorusteil, *r* Rectum, *tsm* Tentakelscheidenmuskeln. Methylenblau. Kombiniert.

durch zarte Fortsätze verbunden, anastomosieren und verzweigen sich aber im weiteren Verlauf, der sich bis in die Orifizialgegend erstreckt, nicht und besitzen im unteren Drittel ihrer Länge einen Kern. Sämtliche Kerne liegen in einer Höhe (Abb. 28, 29) und sind oval bis rundlich geformt. Dieses Bild deckt sich vollständig mit den nach GERWERZHAGEN bei *Zoobotryon* vorliegenden Verhältnissen, jedoch stehen die Muskelfasern bei *Flustrella* viel dichter. Ringmuskeln, wie sie verschiedene Autoren (NITSCHE, FREESE, SCHULZ, BORG u. a.) von anderen Formen beschrieben haben, waren nicht festzustellen.

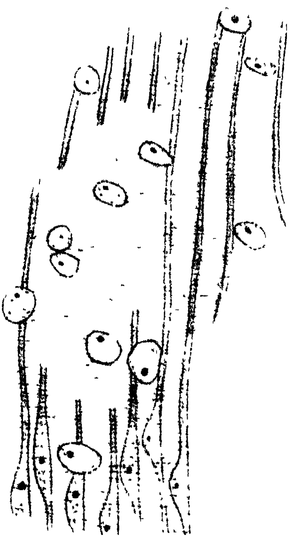


Abb. 29. Flachschnitt durch die Tentakelscheide von *Flustrella hispida* mit Längsmuskelfasern. Vergr. 910×

Abb. 29 zeigt ein Flächenbild der Tentakelscheide, auf dem sich ebenfalls nur Längsmuskeln, die auf der faserigen Stützmembran verlaufen, feststellen lassen. Die Kerne besitzen einen Nucleolus, die Kernmembran ist nicht deutlich zu erkennen.

2. Die Muskeln der Tentakelkrone.

Der Streit, ob in den Tentakeln der Gymnolämen Muskeln vorhanden seien oder nicht, ist durch SILBERMANNS Untersuchung an *Alcyonidium mytili* entschieden worden, und seither kennen wir auch von anderen Formen einwandfrei Tentakelmuskeln (MARCUS, BORG u. a.). Schon die raschen und kräftigen Bewegungen, die man an den Tentakeln jeder lebenden Bryozoe bemerken kann, lassen auf das Vorhandensein von Muskeln schließen.

Durch Vitalfärbung konnten merkwürdigerweise keine Muskeln in den Tentakeln gefunden werden. GERWERZHAGEN gibt an, daß die Tentakelmuskeln von *Zoobotryon* und *Cristatella* aus dreizipfligen, ineinandergeschachtelten Zellen bestehen. Diese Beobachtung kann zwar nicht durch das Bild einer vollständigen Muskelzelle bestätigt werden, aber sie ist in Einklang mit den Befunden an *Flustrella* zu bringen.

Im Tentakelquerschnitt (Abb. 19), der die charakteristische Form eines gleichschenkligen Dreiecks mit abgerundeten Ecken besitzt, lassen sich zwei Muskelstränge zwischen Peritonealepithel und Ectoderm erkennen (*tm*). Die an der Außenseite der Tentakelkrone, d. i.

an der Basis des gleichschenkligen Dreiecks liegenden Fibrillen sind im Querschnitt als unregelmäßig verteilte Punkte, allerdings nur mit Öl-immersion, zu bemerken. Die gegenüber, nach der Spitze des Dreiecks zu gelegenen Muskeln besitzen im Gegensatz dazu eine ganz bestimmte Anordnung. Sie bestehen aus breiten Muskelbändern, deren fibrilläre Struktur Abb. 8 erkennen läßt. Im Querschnitt gleichen sie einem Dach mit einem steilen First, der der Medianlinie des Tentakels entspricht. Mehrere von ihnen (3—5) sind ineinandergeschachtelt und nehmen der Größe nach ab, je weiter entfernt vom Tentakellumen sie liegen. Die am weitesten nach der Dreiecksspitze zu gelegene Fibrille besteht zuweilen nur noch aus dem »First«, während nach dem Lumen zu häufig nur die lateralen, schmäler werdenden Teile, die den proximalen Enden der dreizipfligen Zelle entsprechen würde, zu sehen sind. Die Form der Zellen dieser Muskeln scheint also ebenso aus einem distalen und zwei proximalen Fortsätzen zu bestehen, wie es Gerwerzhagen von *Zoobotryon* beschrieben hat. Die außerordentlich geringe Größe dieser Elemente läßt einen Beweis durch Schnittserien nicht zu. Wenn man annimmt, daß auch bei *Flustrella* der distale Fortsatz sich zwischen die beiden proximalen der distalwärts folgenden Zelle einschiebt (so, wie es von *Zoobotryon* bekannt ist), dann erhält man auf Querschnitten das auf Abb. 19 dargestellte Bild. Leider hat Gerwerzhagen versäumt, die Seite des Tentakels anzugeben, an der sich diese dreizipfligen (auch bei *Cristatella* festgestellten) Muskelzellen finden. Beide Muskelstränge der Tentakel beginnen dicht über dem Ringkanal.

Die Muskeln des Ringkanals (Borgs Musculi constrictores canalis annularis) (Abb. 8—10, *mrk*) verlaufen bei *Flustrella* ebenso wie bei *Berenicea* (Borg). Nur ist an Querschnitten (Abb. 10, *mrk*) festzustellen, daß sie nicht als selbständige Muskeln an der Pharynxwand entspringen, sondern daß einige Fibrillen der Ringmuskeln des Pharynx etwa in der Höhe der Basis des Nervenringes nach dem Ringkanal zu abbiegen, ihn überqueren und an der gegenüberliegenden Wand ansetzen. Welche Funktion sie besitzen, ist unbekannt. Vielleicht wird bei ihrer Kontraktion die den Ringkanal ausfüllende Leibeshöhlenflüssigkeit in die Tentakellumina gepreßt, so daß die Tentakel eine gewisse Straffheit und Festigkeit bei der Evagination bekommen.

3. Die Muskeln des Verdauungstractus.

Der Verdauungstractus der Bryozoen zerfällt in drei physiologisch und histologisch scharf geschiedene Abschnitte (Abb. 28): Oesophagus, Magen, Rectum. Am Magen lassen sich wiederum drei Teile unter-

scheiden: Cardialteil, Blindsack, Pylorusteil. Jeder der Abschnitte, deren physiologische Bedeutung verschieden ist, besitzt eine für ihn charakteristische Muskulatur, die mit Methylenblau dargestellt und an Schnitten zum Teil (wegen der minimalen Größe der Objekte nicht in allen Fällen) kontrolliert werden konnte.

a) Oesophagus. Pharynx und Oesophagus gehen bei *Flustrella hispida* allmählich ineinander über und sind nicht wie bei anderen Formen durch das Fehlen von Cilien im Oesophagusteil scharf voneinander zu trennen. Die Cilien nehmen an Länge gleichmäßig nach dem Cardialteil des Magens hin ab, in dessen Nähe sie mit starken Systemen eben noch erkennbar sind. Der Pharynx besitzt nur Ringmuskeln, die nach dem Oesophagus zu etwas breiter werden (Abb. 8, *phm*) und so

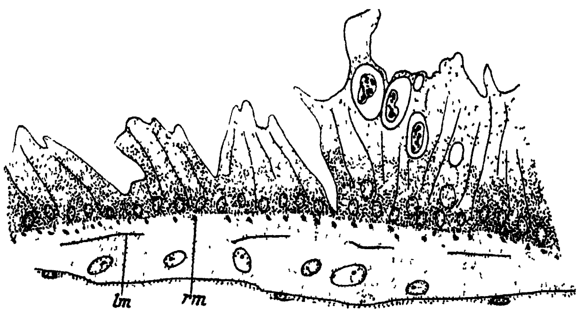


Abb. 30. Längsschnitt durch den Cardialteil des Magens von *Flustrella hispida*. *lm* Längsmuskelfasern, *rm* Ringmuskelfasern. Vergr. 910×.

einen Übergang zu der aus breiten Bändern bestehenden Ringmuskulatur des Oesophagus (Abb. 28, *oe*) schaffen. Die Pharynxmuskulatur wurde auf Abb. 28 der Übersichtlichkeit wegen weggelassen. Außer Ringmuskeln besitzt der Oesophagus noch sehr feine Längsmuskelfasern, die je eine Zelle mit einem in verschiedener Höhe befindlichen Kern darstellen.

Die physiologische Bedeutung der auffallend starken Ringmuskulatur ist klar, da wir wissen, daß bei den peristaltischen Bewegungen dieses Darmteils Schalen von Foraminiferen und anderen Formen zerdrückt werden, also ein Zerkleinerungsprozeß vorliegt. Gerwerzhagen scheint bei seiner Darstellung der Darmmuskulatur im Oesophagus Längsmuskelfasern gefunden zu haben, bildet sie aber merkwürdigerweise nicht ab.

b) Der Magen. Der in Cardialteil, Blindsack und Pylorusteil zerfallende Magen ist histologisch in den beiden erstgenannten Abteilungen durch ein secretorisches, stark gelapptes Epithel (Abb. 30)

charakterisiert, das SILBERMANN bei *Alcyonidium* eingehend geschildert hat. Nur der Pylorusteil besitzt ein mit Cilien versehenes Cylinderepithel.

Der Cardialteil zeigt eine Ring- und Längsmuskulatur. Die Ringmuskelfasern, bedeutend schmäler als die des Oesophagus, besitzen deutlich einen seitlich von der Fibrille in einer Plasmamasse liegenden Kern (Abb. 31) und nehmen an Zahl nach dem Blindsack zu ab (Abb. 28, *ct*). Nicht so dicht wie die Ringmuskeln liegen die sehr feinen Längsfasern, ebenfalls jede mit einem Kern versehen. Das histologische Bild (Abb. 30) zeigt in dem sehr starken mesenchymatösen Teil der Darmwand, also zwischen Peritoneal- und Darmepithel, die als Punkte erkennbaren Querschnitte der Ringfasern und die zum Teil in ihrem Verlauf sichtbaren Längsfasern. Man erkennt hier wie bei Vitalfärbung, daß die Längsfasern peripher von den Ringfasern verlaufen (so auch im Oesophagus und im Rectum).



Abb. 31. Ringmuskeln am Cardialteil des Magens von *Flustrella hispida*. Methylenblau. Vergr. 425 ×.

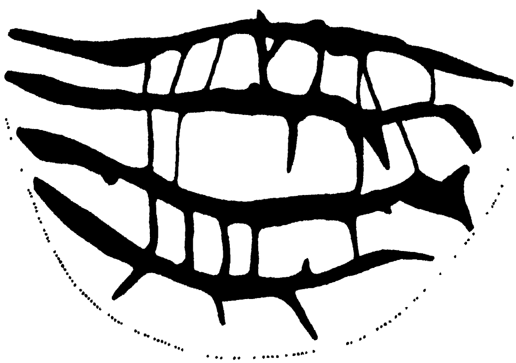


Abb. 32. Netzmuskel am Blindsack von *Flustrella hispida*. Methylenblau. Vergr 840 ×

Der Blindsack besitzt zwei verschiedene Systeme von Muskeln. Das eigentliche blinde Ende ist mit einem Netzmuskel versehen, der aus breiten Ringmuskeln besteht, die miteinander durch verschieden starke Plasmodesmen verbunden sind. Auch GERWERZHAGEN beschreibt an *Zoobotryon* einen solchen Netzmuskel, nur daß dort die Ringmuskeln bedeutend feiner sind als bei *Flustrella*. Die Netzform soll durch Längsmuskeln, die mit den Ringmuskeln verschmolzen sind, entstehen. Wie meine Bilder (Abb. 28, 32) zeigen, liegen bei *Flustrella* derartige Verhältnisse nicht vor, und es ist nach GERWERZHAGENS Abbildungen zu

vermuten, daß auch seine Befunde derartige Plasmodesmen darstellen, die wegen der Zartheit der Fasern bei *Zoobotryon* nicht klar als solche zu erkennen waren. Auch bei den Ringmuskeln des Oesophagus und Cardialteils kommen zuweilen, aber selten, ähnliche Plasmabrücken vor.

Das zweite System von Muskeln im Blindsack entspringt zwischen Cardialteil und blindem Ende des Magens, von wo aus strahlenförmig eine große Anzahl von Fasern ausgehen, die alle einen seitlich von der Fibrille liegenden Kern besitzen und etwas stärker als die Längsfasern des Cardialteils sind. Sie sind teils (nach dem blinden Ende zu) als Ring-, teils als Längsmuskeln (nach dem Cardialteil zu) zu betrachten und enden da, wo der Cilienbesatz und damit der Pylorusteil beginnt. Die Stelle ihres Ursprungs ist durch kräftige blaue Färbung (Abb. 28) bei Vitalfärbung gekennzeichnet, die wahrscheinlich eine Anhäufung von Myoblasten darstellt (wie es auch von anderen Tiergruppen, z. B. Trematoden, bekannt ist). Histologische Bilder geben keine Aufschlüsse.

Der Pylorusteil ist sehr schwach mit Muskelfasern, und zwar nur mit zarten Längsfasern, versehen. Die Kerne liegen alle in der Nähe des Rectum und sind von rundlicher Form. Silbermann bemerkt richtig, daß der Pylorusteil der Teil des Darmtractus ist, der die geringsten Bewegungen ausführt und daher eine schwache Muskulatur besitzen müsse. Dieser Umstand ist nach seiner Meinung verwunderlich, da hier kräftige Muskeln gebraucht würden, um den Darminhalt nach dem Rectum zu transportieren. Man bedenke jedoch das Flimmerepithel, dessen sehr kräftiger Cilienschlag — wie Lebendbeobachtung zeigt — die Nahrungspartikel nach dem Enddarm treibt.

c) Rectum. Im Epithel des Rectums finden wir wieder Ring- und Längsmuskeln, im Gegensatz zu Gerwerzhagen, der an *Zoobotryon* nur Längsmuskeln sah. Am analen Ende des Rectum enden die Längsfasern in einer knopfförmigen Verdickung, die einen typischen Myoblast darstellt. Die Kerne der Ringmuskeln liegen in einer Reihe.

Zuweilen ist aber zu beobachten, daß die Längsfasern des Pylorusteils als Längsmuskeln des Rectum weiter verlaufen. Es scheint also zwischen Pylorus und Rectum eine größere Übereinstimmung in histologischer Beziehung (Cylinderepithel) und in der Muskulatur zu bestehen als zwischen Pylorusteil und den beiden anderen Abschnitten des Magens, die durch das secretorische Epithel schon eine Einheit darstellen.

Fasern, die als Ringfasern um den Blindsack und weiter als Längsfasern bis zum Rectum oder vom Rectum aus weiter die Tentakelscheide entlangziehen, sind bei *Flustrella* nicht zu bemerken. Die Muskeln aller

Darmteile sind charakteristisch für den betreffenden Abschnitt und gehen nicht ineinander über.

Das Muskelsystem des Polypids von *Flustrella hispida* zeigt somit eine stärkere Differenzierung als das von *Zoobotryon pellucidum*, was auch der Ausbildung des Nervensystems entspricht.

D. Die Stützmembran der Tentakelkrone von Flustrella hispida.

Nitsche macerierte die Tentakel von *Plumatella* und erhielt einen membranösen Schlauch, der in direkter Verbindung mit der Tunica muscularis des Pharynx und Oesophagus steht. Aber er bemerkte auch schon richtig den grundlegenden Unterschied zwischen diesen beiden Membranen, nämlich daß die Muscularis der Tentakel mit dem membranösen Schlauch in keiner innigen Beziehung stehe, sondern ihm aufliege. Diese Beobachtung wurde später von Kraepelin und anderen Autoren bezweifelt oder nicht beachtet. Silbermann und Calvet stellen zwar eine ähnliche Membran fest; jedoch sind ihre Bilder keineswegs überzeugend, während Borgs Abbildung keinen Zweifel zuläßt.

Mit Hilfe der Ehrlichschen Triacidfärbung ließ sich bei *Flustrella hispida* durch einen leuchtend grünen Farbton mit Leichtigkeit der genaue Umfang und die Form dieser membranösen Substanz, die funktionell die Bedeutung der Stützlamelle von *Hydra* hat und gewissermaßen als Skelett der Tentakelkrone dient, nachweisen (Abb. 8--10, 14, 15, 17, 19, *st*). Sie beginnt an der Basis des Ringkanals als ganz feine Lamelle zwischen Oesophagusepithel und Peritonealepithel (Abb. 14), verstärkt sich dann und zieht als äußere Begrenzung des Ringkanals zwischen den beiden Epithelien bis zur Ansatzstelle der Tentakelscheide, wo sie sich verstärkt (Abb. 8). Eine sehr dünn werdende Lamelle erstreckt sich von dort aus in die Tentakelscheide, eine zweite stärkere in die Tentakel, wo sie sich zu einem Schlauch schließt. Im Tentakel nimmt die Stützmembran eine ganz ausgeprägte Form an, die vielleicht in ihrer Architektonik für die elastische und stützende Funktion eine besondere Bedeutung hat (Abb. 19). An den beiden lateralen Cilienreihen ist sie am schmalsten, nach der Spitze des Dreiecks, das den Querschnitt darstellt, verstärkt sie sich fast auf das Doppelte, ebenso an der Basis, an der links und rechts zwei Lappen vorspringen, die im Totalbild des Schlauches sich als Längswülste zeigen würden. Diese eigentümliche Form ist in der ganzen Länge des Schlauches zu bemerken. Über die Herkunft dieser Membran kann nichts Genaues angegeben werden. Jedoch spricht für eine mesodermale Entstehung, daß am Ringkanal die Stützsubstanz zwischen zwei Peritoneal-

epithelschichten liegt. Auch in allen anderen Teilen liegt eine Seite der Stützsubstanz immer dem Peritonealepithel an (Abb. 14 kann nicht als Gegenbeweis gelten, da hier im oberen Teil des Bildes die schlauchförmige Stützsubstanz tangential getroffen ist, so daß zu beiden Seiten Ectoderm zu liegen kommt). Zuweilen läßt sich eine faserige Struktur erkennen, wie es auf Abb. 29 zu sehen ist.

Es ist ohne weiteres klar, daß durch diese Stützmembran die Tentakelkrone der Bryozoen eine große Regelmäßigkeit der Form und größere Elastizität bekommt.

Da die Tentakelscheide bei dem Ein- und Ausstülpen des Polypids ihre volle Beweglichkeit besitzen muß und keine Stütze benötigt, so ist die Funktion der hier sehr dünnen Lamelle (Abb. 8) in der Elastizität und dem Schutz gegen Zerreißen zu suchen, so daß hier der Name »Stützmembran« nicht im eigentlichen Sinne des Wortes gilt. Sie wird zu einer elastischen Membran, im Gegensatz zu der Membran gleicher Entstehung in der Tentakelkrone, bei der die Stützfunktion die Hauptrolle spielt.

Literaturverzeichnis.

Borg, Folke, 1926: Studies on recent Cyclostomatous Bryozoa. Zool. Bidr. Uppsala. Bd. 10.

Bozler, E., 1927: Untersuchungen uber das Nervensystem der Coelenteraten. I. Teil: Kontinuitat oder Kontakt zwischen den Nervenzellen? Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. Bd. 5.

— 1927: Untersuchungen uber das Nervensystem der Coelenteraten. II. Teil: Über die Struktur der Ganglienzellen und die Funktion der Neurofibrillen nach Lebenduntersuchungen. Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 6.

Braem, F., 1890: Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers. Zoologica. Bd. 6.

Brauer, August, 1895: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. II. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59.

Calvet, Louis, 1900: Contributions à l'histoire naturelle des bryozoaires ectoproctes marins. Trav. Inst. Zool. Montpellier et stat. marit. Cette (2.) N. S. Mém. 8.

Davenport, C. P., 1890: Cristatella: The origin and development of the individual in the colony. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard Coll. Bd. 20, Nr. 4.

Dumortier, B.-C., 1836: Mémoire sur l'anatomie et la physiologie des polypiers composés d'eau douce, nommés Lophopodes. Tournay.

Freese, W., 1888: Anatomisch-histologische Untersuchung von Membranipora pilosa L. nebst einer Beschreibung der in der Ostsee gefundenen Bryozoen. Arch. f. Naturg. Jahrg. 54. Bd. 1.

GERWERZHAGEN, A., 1913: Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. I. Das Nervensystem von Cristatella mucedo CUV. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 107.

— 1913: Untersuchungen an Bryozoen. Sitz.-Ber. Heidelberg. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. B.

GICKLHORN, JOS. und KELLER, RUD., 1926: Neue Methoden der elektiven Vitalfärbung zwecks organspezifischer Differenzierung bei Wirbellosen (Über den Bau, die Innervierung und Funktion der Riechstäbe von Daphnia magna M.). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 127.

GRAUPNER, HEINZ, 1928: Haltung und Aufzucht von Meeresbryozoen. Handb. d. biol. Arbeitsmeth. (herausg. v. E. ABDERHALDEN). Abt. IX, Teil 5.

— 1929: Haltung und Aufzucht von Süßwasserbryozoen. Ebenda. Abt. IX, Teil 2/II.

HANSTRÖM, B., 1928: Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Julius Springer, Berlin.

HEIDER, K., 1927: Vom Nervensystem der Ctenophoren. Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere. Bd. 9.

KRAEPELIN, K., 1887, 1892: Die deutschen Süßwasserbryozoen. Zwei Teile. Abh. Hamburg. Nat. Ver. Bd. 10 und 12.

MARCUS, E., 1926: Beobachtungen und Versuche an lebenden Meeresbryozoen. Zool. Jahrb., Abt. Syst. Bd. 52.

— 1926: Bryozoa. In: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, herausg. v. G. GRIMPE und E. WAGLER, Lief. 4, Teil VIIc. Leipzig.

NITSCHE, H., 1868: Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der phylactolamen Süßwasserbryozoen. REICHERT und DU BOIS-REYMONDS Arch. Anat.

— 1871: Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. III. Über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Flustra membranacea. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 21.

OKA, A., 1891: Observations on Fresh-water Polyzoa (Pectinatella gelatinosa n. sp.). J. Coll. Sc. Imp. Univ. Bd. 4. Tokyo.

SAEFFTIGEN, A., 1888: Das Nervensystem der phylactolamen Süßwasser-Bryozoen. Zool. Anz. Bd. 11.

SCHULZ, K., 1901: Untersuchungen über den Bau der Bryozoen mit besonderer Berücksichtigung der Excretionsorgane. Arch. f. Naturg. 67. Jahrg., 1. Bd.

SILBERMANN, SAMUEL, 1906: Untersuchungen über den feineren Bau von Alcyonidium mytili. Arch. f. Naturg. 72. Jahrg., 1. Bd.

VERWORN, MAX, 1887: Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserbryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46.

Wachstum und Häutung der Spinnen.

2. Mitteilung: Weitere Beobachtungen an retitelen und vaganten Araneen[1].

Von

Werner Fischel.

(Aus dem Institut für Anatomie und Physiologie der Haustiere der Universität Halle.)

Mit 3 Abbildungen im Text und Tafel 1.

Inhaltsübersicht.

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft.

1. Besondere Häutungsformen als Anpassung an bestimmte biologische Eigenarten.

In seinem neuen Werk über die Biologie der Spinnen meint SAVORY (1928, S. 257), daß die Stellung, die sie während der Häutung einnehmen, in allen Familien ähnlich, und daß der Prozeß im großen und ganzen bei allen Gattungen der gleiche sei. Das ist unbedingt ein Irrtum; denn das Verhalten einer Kreuzspinne, einer *Tegenaria* und einer Lycoside bietet in seiner Eigenart nicht nur äußerlich ein jeweils besonderes Bild, sondern ist durch die physikalischen Bedingungen des Einzelfalls bestimmt. Es ist etwas wesentlich Verschiedenes, wenn sich eine Araneide frei am Faden hängend häutet, und wenn eine *Tegenaria* sich in dem engen Raum der Wohnröhre aus der Exuvie herausarbeitet. Es kommen aber auch zwischen verwandten Formen recht beachtenswerte Unterschiede vor, die schon insofern ein besonderes biologisches Interesse besitzen müssen, als ein kleineres und leichteres Tier bei der Häutung anderen Schwierigkeiten gerecht werden muß als ein großes. Und wenn die äußere Körperform als Anpassung an besondere Lebensweise und Umwelt aufgefaßt werden darf, so können manche Einzelheiten der Häutungsphysiologie ihrerseits wieder als Anpassung an eigenartige Gestalt, Schwere oder Gliederproportionen eine Erklärung finden. In einer Hinsicht hat SAVORY wirklich recht: Es gibt tatsächlich ein allen Spinnen gemeinsames Häutungsschema. Stets wird zuerst die Exuvie des Cephalothorax gesprengt (I. Phase), immer wird die Haut des Abdomens durch besondere Bewegungen der Muskulatur dieses Körperteils nach hinten über die Spinnwarzen geschoben (II. Phase), und bei allen Häutungen bewirkt ein kompliziertes Spiel von Muskelkontraktionen und -streckungen durch Blutdruck das Ausziehen der Beine aus der Exuvie (III. Phase). Das ist in meiner ersten Mitteilung (FISCHEL 1929) näher erläutert worden. Nun lehrt die Beobachtung, daß vor allem die Stellung der Spinnen bei der Häutung verschieden ist; sie kann in vielen Fällen ohne weiteres aus der Biologie des betreffenden Tieres verstanden werden. Um einen Einblick in die Bedingungen zu erhalten, die im Einzelfall Stellung und Verhalten der Spinne bestimmen, haben wir möglichst genaue Beobachtungen gesammelt, die eine Ordnung der verschiedenen Häutungsformen nach wenigen Typen erlauben. Es ist ein Überblick gewonnen, der aber vor allem durch Beobachtung niederer Spinnen ergänzt werden muß.

2. Haltung und Beobachtung der untersuchten Tiere.

Wir haben die ursprüngliche Absicht, in erster Linie vagante Araneen zu bearbeiten, aufgegeben, weil ohne näheres Eingehen auf die Häutung verschiedener Netzspinnen keine befriedigende Übersicht über die hier in Rede stehenden Probleme zu gewinnen ist. Darum wurden in besonders großer Zahl Tegenarien gehalten, deren Häutung nicht ganz leicht zu beobachten ist. Die Schwierigkeit liegt nicht so sehr darin, daß die Tiere sich meist zur Nachtzeit häuten, als vielmehr in der durch dichtes Gespinst behinderten Beobachtungsmöglichkeit. Sie bleiben während des Vorgangs in der Wohnröhre.

Dagegen ist *Nephila madagascariensis* Vins. ein außerordentlich günstiges Objekt für Häutungsstudien. Das große und schwere Tier häutet sich langsam, so daß alle Einzelheiten des Verhaltens gut beobachtet werden können. Ferner läßt sich der Termin des Hautwechsels mit Sicherheit voraussagen; die meisten Beobachtungen glückten in den Mittagsstunden zwischen 12 und 14 Uhr. Ich möchte an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. Gerhardt für die Überlassung der Tiere sowie für zahllose wertvolle Ratschläge bestens danken. Wir haben diese Spinnen in etwa 35×40×18 cm großen Terrarien gehalten. Sie bauen darin normale Netze und werden mit Fliegen, Mehlwürmern und Heuschrecken gefüttert.

Alle übrigen Spinnen haben wir in den üblichen Zuchtgläsern gehalten und sie je nach Größe entweder mit Fliegen oder mit *Drosophila* gefüttert. *Trochosa terricola* Thor., *Coelotes atropos* Walck und Lycosiden mußten in Gefäßen mit etwas feuchtem Moos untergebracht werden. In vollständiger Trockenheit geht am leichtesten *Lycosa* zugrunde, während *Trochosa* am widerstandsfähigsten ist. Die Tiere sind im Harz teils in der Umgebung von Stolberg, teils in der Nähe von Ballenstedt gesammelt worden. Alle diese Arten bereiten beim Studium der Häutung Schwierigkeiten, und nur bei *Trochosa* glückte die Aufzucht von Jungen aus dem Ei. Von diesen jungen Tieren, die Anfang Juni geschlüpft sind, leben heute (Ende September 1929) nur noch zwei. Die Jungen von *Coelotes atropos* haben nach der zweiten Häutung die nötige Widerstandskraft, um in Zuchtgefäßen zu leben. Darum haben wir sie erst in diesem Alter unter Steinen gefangen und in Pflege genommen.

Bei den Hausspinnen glückte die beste Beobachtung an *Tegenaria domestica* Cl., die im Keller des Institutes gefangen worden war. Nach früheren Beobachtungen hat Herr Prof. Gerhardt *Pholcus phalangioides* Füssl im Hause ausgesetzt, wo sie sich gut gehalten und vermehrt

haben. Ende August fand sich ein ♀, das den Eierkokon im Munde trug. Die Jungen schlüpften im Zuchtglase aus und gedeihen vortrefflich. Auch *Pholcus* ist ein günstiges Objekt für Häutungsbeobachtungen.

Die Ausführung der Untersuchung ist mir durch ein Forschungsstipendium der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft ermöglicht worden. Ich möchte auch hier für die mir gütigst gewährte Unterstützung besten Dank sagen.

3. Die Häutung von Nephila madagascariensis Vins.

a) Die Vorgänge vor der Häutung.

Die Schilderung der Häutung großer Seidenspinnen muß mit einem der vielen Unterschiede beginnen, die zwischen ihrem Verhalten und dem der deutschen Kreuzspinnen bestehen. *Aranea diademata* und verwandte Arten verlassen schon mehrere Tage vor der Häutung das Fangnetz und spinnen, wenn die kritische Zeit gekommen ist, einen besonderen Faden in der Nähe des Schlupfwinkels, an dem sie sich aufhängen. *Nephila* bleibt auf der Nabe des in der Regel geneigten Fangnetzes sitzen, um sich hier zu häuten.

Das Nahen des Vorgangs erkennt man am besten an der Stellung der Chelicerenklauen, die ein wenig gespreizt sind; und zwar um so stärker, je näher die Häutung bevorsteht. Es ist zu vermuten, daß der steigende Blutdruck im Innern des Tieres diese allmähliche Veränderung bewirkt. Ferner wird die Farbe vor allem der Beine vor der Häutung dunkler, eine Erscheinung, die bei sehr vielen Spinnenarten zu beobachten ist. Das erste Anzeichen, das das Platzen der Körperhaut gewissermaßen ankündigt, sind eigentümliche Bewegungen der Taster. Sie werden aus der normalen Beugehaltung abwechselnd etwas näher an den Körper herangeführt und wieder zurückgeneigt. Dieses leichte »Wedeln« dauert einige Minuten, wird von Pausen unterbrochen und verstärkt wieder aufgenommen. Plötzlich bewegt die Spinne alle Beine und hängt sich nur am vierten Beinpaar auf, während alle anderen frei in die Luft ragen. Taf. 1, Abb. 1a und b zeigen sie in dieser Haltung.

Dies ist die zweite große Abweichung von dem, was bei *Aranea* zu beobachten ist, die mit allen acht Beinen am Faden hängt. Das Verhalten von *Nephila* ist insofern ganz besonders merkwürdig, als es die physikalischen Bedingungen für das sich häutende Tier zweifellos erschwert. Denn das Ausziehen der Beine kann bei *Nephila* nur bei dem vierten Paar durch das Gewicht des hängenden Körpers erleichtert werden. Bei den drei anderen Paaren muß die Exuvie geradezu nach oben geschoben werden. Man sieht, wie kompliziert die bei der Häutung

wirkenden Kräfte zusammenarbeiten. Denn als einheitliches Ganzes wirkt bei der Streckung der Beine, bei der die freien Glieder stark nach oben geführt werden, auch die Körperschwere als Zug nach unten. Gleichzeitig wird aber durch dieselbe Bewegung auf die nicht am Netz befestigten Beine der Exuvie eine Schubwirkung nach oben ausgeübt. Da man aber die wirkenden Kräfte nicht messen kann, ist kein Urteil darüber möglich, ob vielleicht das Verhalten von *Nephila* gegenüber dem der kleineren Kreuzspinnen ihrem größeren Körpergewicht entsprechend zweckmäßiger ist.

Beim Vergleich der Protokolle findet man in Einzelheiten des Verhaltens der Tiere allerlei Unterschiede. Am 20. VII. 29 hat sich 13.09 Uhr eine *Nephila* zur elften Häutung aufgehängt. 5 Minuten später kletterte sie aber wieder umher und hängte sich einige Zentimeter neben der vorigen Stelle hin. Hier blieb sie; 13,17 Uhr konnte an feinen rhythmischen Bewegungen der Beine der Beginn des Einpressens von Blut in den Cephalothorax festgestellt werden. Solchen Wechsel der einmal eingenommenen Stellung haben wir nur noch ein zweites Mal beobachtet. Die betreffende Spinne nahm 12.12 Uhr die Häutungsstellung ein, gleich darauf sah man das »Wedeln« der Taster, das aber haufig unterbrochen wurde. 12.40 Uhr anderte sie ihre Haltung und hängte sich neu auf. Jetzt bewegten sich die Taster regelmaßig und ohne Pause langsam hin und her, bis 12.59 Uhr die Exuvie des Cephalothorax platzte. Bei den übrigen fünf genauer beobachteten Häutungen war ein solcher Stellungswechsel nicht zu bemerken.

b) Die erste Phase der Häutung.

Das Sprengen der Cuticula wird durch Bewegungen des Abdomens bewirkt, die offenbar Blut in den Cephalothorax pressen, bis die Exuvie an den vorgebildeten Stellen aufreißt. Und zwar reißt sie zuerst vor dem Abdominalstiel; dann läuft der Riß an beiden Seiten der Kopfbrust nach vorn, bis — wie bei allen Spinnen — die dorsale Chitinfläche einem Deckel gleich nach unten klappt. Sie klappt aber nicht nach hinten, wie das sonst fast allgemein geschieht, sondern nach vorn, bleibt also zwischen Augen und Cheliceren an der Exuvie hängen. Taf. 1, Abb. 2 ist die Photographie einer letzten auf die Seite gelegten Haut; man sieht zwischen den drei nach vorn gerichteten Beinpaaren den aufgeklappten »Deckel« des Cephalothorax. Der Abdominalstiel hängt am Chitin des Hinterleibes, das, wie man auf der Abbildung gut erkennen kann, wie bei allen Spinnen an den Seiten etwas eingerissen ist. Dieser Stiel, der die beiden großen Körperteile verbindet, bleibt an dem dorsalen Zipfel der Haut befestigt, der etwas nach oben gebogen ist.

Es liegt nahe, den Grund für die merkwürdige Art der Sprengung des Cephalothorax in besonderen Eigentümlichkeiten des Abdominal-

stieles zu suchen. Er ist sowohl bei *Nephila* als auch bei *Aranea diademata* grundsätzlich gleich gebaut. Ein Rohr von ovalem Querschnitt ist an beiden Seiten durch eine sehr kräftige Chitinschicht verstärkt (siehe Taf. 1, Abb. 3 und 4). Bei *Nephila* sind diese leistenförmigen Schichten verhältnismäßig kurz, schmal und scharf gegen das Chitin des Brustrückens abgesetzt. Bei *Aranea* (Taf. 1, Abb. 4) verbreitern sie sich am Vorderende und gehen allmählich in Chitin von normaler Stärke über.

Aus dieser morphologischen Verschiedenheit könnte man schon die Unterschiede, die bei der Häutung beider Arten bestehen, wohl verstehen. Es kommt aber noch ein weiterer wichtiger Unterschied hinzu, der für die Beurteilung des ganzen Vorgangs die Hauptsache ist. Das ist das Verhältnis der Breite des Cephalothorax zum Durchmesser des Abdominalstieles. Weil der »Deckel« bei *Nephila* an der vorderen Kante des Kopfes hängen bleibt, nehmen wir ihre Länge als Maß des Widerstandes an, den die zu sprengende Chitinschicht dem von innen wirkenden Blutdruck entgegensetzt. Diese Vorderkante ist bei *Nephila* im Verhältnis zum Durchmesser des Hinterleibsstieles sehr viel breiter als bei *Aranea diademata*. Und zwar verhält sie sich zu ihm wie 10,5 : 1 bei *Nephila*; wie 5,3 : 1 bei *Aranea*. Es handelt sich hier natürlich nur um Näherungswerte, weil über die Stärke der Chitinleisten im Abdominalstiel nichts gesagt werden kann. Aber auch bei Berücksichtigung dieser Tatsache wird bei *Nephila* die Sprengung des Chitins der Kopfbrust eine verhältnismäßig größere Kraft erfordern als bei *Aranea*. Und die morphologische Verschiedenheit der Hinterleibsstiele kann gut als erleichternde Anpassung an diese besonderen Widerstandsverhältnisse gedeutet werden.

Aus den Beobachtungsprotokollen seien noch folgende Einzelheiten von der ersten Phase der Häutung mitgeteilt. Bei der elften Häutung vom 20. VII. hatte sich die Spinne nicht nur, wie gewöhnlich, am vierten Beinpaar aufgehängt, sondern auch mit dem dritten die Fäden des Netzes festgehalten. Der Cephalothorax platzte wie gewöhnlich, und die im folgenden Abschnitt zu schildernden Bewegungen zum Ausziehen der Beine begannen. Nach 1 Minute verlor aber auch das dritte Beinpaar den Halt am Netz und bewegte sich nun ebenfalls frei. Irgendwelche weiteren Abweichungen vom normalen Verlauf der Häutung waren nicht zu beobachten.

Bei der ersten und zweiten Häutung von *Nephila* klappt der »Deckel« des Cephalothorax wie üblich n a c h h i n t e n. Das Verhältnis zwischen der Breite der Kopfbrust und dem Durchmesser des Abdominalstieles entspricht dem anderer junger Araneiden. Man kann im Hinblick auf die später mächtige Gestalt eine frisch geschlüpfte junge *Nephila* keineswegs groß nennen. Damit wird der »normale« Ablauf der ersten

beiden Häutungen verständlich. Es besteht aber kein wesentlicher Unterschied zwischen den Stellungen der Spinne bei den beiden ersten und den späteren Häutungen. Die Spinne hängt immer nur am vierten Beinpaar.

Es müssen noch einige Worte über die Bewegungen der älteren Tiere gesagt werden, die äußere Anzeichen der Erhöhung des Blutdrucks im Cephalothorax sind. Wie bei allen Spinnen erkennt man unmittelbar vor dem Platzen der Exuvie feine Ausschläge an den losgelassenen Beinen. Wir haben 79—106 in der Minute gezählt. Es kann wohl mit Sicherheit angenommen werden, daß diese Zahlen mit denen der Herzschläge übereinstimmen. Bezeichnender als dieses »Pulsieren« der Beine sind Bewegungen des Abdomens, das wiederholt langsam gegen den Cephalothorax gebeugt und wieder in die Ausgangsstellung zurückgeführt wird. Dabei ändert sich seine Form etwas, sie erscheint schlanker. Wahrscheinlich wird auch hierdurch das Einpressen von Blut in die Kopfbrust bewirkt. Beim Betrachten des ganzen Vorgangs wird man an die Bauchpresse der Säugetiere erinnert.

c) Die zweite und dritte Phase der Häutung.

Besser als jede Beschreibung erläutert die Reihe der Aufnahmen (Taf. 1, Abb. 1a—g) die Häutung des Abdomens und das Ausziehen der Beine. Schon auf der dritten Photographie ist der Hinterleib vollständig von der Exuvie befreit, die in der gleichen Weise wie bei *Aranea* durch wellenförmige, von vorn nach hinten laufende Muskelkontraktionen über die Spinnwarzen nach oben geschoben wird. Diese heften unmittelbar nach ihrem Freiwerden einen Faden an die Exuvie, an dem nunmehr das ganze Körpergewicht hängt. Deshalb sind auf Taf. 1, Abb. 1c und allen folgenden die beiden vierten Beine des Tieres nicht mehr, wie auf den ersten Bildern, gestreckt. Sie nehmen jetzt an den Häutungsbewegungen der übrigen Beinpaare teil, während der von den Spinnwarzen ausgehende Faden entsprechend dem Sinken des Körpers, den er zu tragen hat, verlängert wird. Dem Vorhandensein oder Fehlen eines solchen Fadens kommt beim Vergleich verschiedener Häutungstypen besondere Wichtigkeit zu.

Die Häutungsbewegungen der Beine sind bei *Nephila* sehr ausgiebig. Das kommt natürlich daher, daß sie nicht an einem Faden befestigt sind. Wenn zur Verlängerung Blut in die Glieder gepreßt wird, richten sie sich empor, sinken aber gleich darauf wieder zurück und bleiben einen Augenblick in der tiefsten Lage ruhig stehen. Diesen Moment muß man zum Photographieren ausnutzen. Auf Taf. 1, Abb. 1d

sieht man die Beine beim Beginn der Aufwärtsbewegung; sie sind deshalb unscharf geworden. Wenn sie vollständig herabgesunken sind, werden die Muskeln zusammengezogen, so daß das ganze Bein in der Exuvie etwas kürzer wird und die Tarsenspitze abwärts wandert. Wie die alternierende Kontraktion und Streckung durch Bluteinpressen eine Fortbewegung in der Exuvie bewirkt, ist in meiner 1. Mitteilung bei der Schilderung der Ausführung der Häutung ausführlich erläutert worden.

Die Zahl der Blutstöße, die die Beine der Spinne heben, ist bei den einzelnen Häutungen verschieden. Außerdem bestehen gegen Anfang und Ende einer Häutung Unterschiede. Wir haben bei einer siebenten Häutung bei Beginn des Ausziehens der Beine um 10.49 Uhr elf Stöße in der Minute gezählt. 10.54 Uhr nach dem Freiwerden der Tibien war die Zahl noch die gleiche, wurde aber bald kleiner. 10.58 Uhr hat die Spinne nur noch sieben- bis achtmal in der Minute Blut in die Beine gepreßt. 10.59 Uhr waren diese ganz aus der Exuvie befreit. Eine andere Spinne arbeitete bei der elften Häutung langsamer. 17.17 Uhr riß die Exuvie am Cephalothorax auf, 17.29 Uhr haben wir sieben Stöße in der Minute, 17.35 Uhr acht und 17.39 Uhr nur noch drei Stöße je Minute beobachtet. 17.41 Uhr war diese Häutung vollständig beendigt. Bei einer weiteren vorletzten Häutung konnten 16 Minuten nach Beginn neun bis zehn Blutstöße in der Minute festgestellt werden.

Es besteht ein eigentümlicher Unterschied zwischen der letzten Häutung von *Nephila* und allen vorhergehenden. Das Heben und Senken der Beine erfolgt langsamer und in weniger weiten Exkursionen. Besonders auffällig ist die Stellung der Exuvie im Netz nach beendeter Häutung. Die Beine haben genau die Haltung einer Spinne, die, auf Beute wartend, unter der Nabe ihres Netzes hängt. An dieser Stellung der Glieder hat sich auch nichts geändert, wenn man am folgenden Morgen die Exuvie von der Spinne hinabgeworfen auf dem Boden des Gefäßes findet. Man kann auch nichts an ihr ändern, weil das spröde Chitin beim geringsten Biegungsversuch bricht. Taf. 1, Abb. 2 ist die Photographie einer solchen letzten Exuvie. Man vergleiche damit die leere Haut auf Taf. 1, Abb. 1g, deren Beine regellos nach unten hängen.

d) Die Vorgänge nach der Häutung.

Mit dem Ausziehen der Beine ist die eigentliche Häutung beendet. Bei ihr ist die Spinne auch erheblich gewachsen, was besonders anschaulich auf Taf. 1, Abb. 1f zu sehen ist. Die Beine des frisch

gehäuteten Tieres würden niemals mehr in die Exuvie hineinpassen. Die Spinne hängt nun senkrecht am Faden hinab; dieses Hängen dient wahrscheinlich dem Erhärten des Chitins. Die Gelenke der noch weichen Glieder sind plump; auf Taf. 1, Abb. 1f erkennt man gut, daß die Tarsen noch nicht scharf gegeneinander abgesetzt sind. Nun hängt aber die Spinne auch keineswegs völlig ruhig, um einfach das Chitin erstarren zu lassen. Vielmehr werden die Beine regelmäßig in jäher Bewegung gespreizt, einen Augenblick lang stillgehalten und dann wieder sinken gelassen. Die überaus glücklich gelungene Taf. 1, Abb. 1f gibt auch hiervon eine gute Vorstellung. Denn das vierte Beinpaar wird gerade gespreizt und ist deshalb trotz kurzer Belichtungszeit ($^1/_5$ Sekunde) unscharf geworden. Die übrigen Beinpaare stehen unmittelbar vor dem Beginn dieser Bewegung; man darf nicht glauben, daß etwa nur je ein Paar gespreizt würde. Sie beginnen vielmehr nicht genau gleichzeitig; es handelt sich dabei nur um Bruchteile von Sekunden. Dieselbe geringe zeitliche Verschiedenheit kann man auch beim Zurücksinken in die Ausgangsstellung beobachten. Die dabei erreichte Exkursionsweite kann ebenfalls aus Taf. 1, Abb. 1f ersehen werden; sie ist bei den am stärksten gespreizten Gliedern schon voll erreicht.

In der Regel folgen die Spreizungen in gleichen Abständen auf einander, bis plötzlich bei einer von ihnen alle Gelenke gebeugt und die Beine an den Cephalothorax gehalten werden. Das ist in Taf. 1, Abb. 1g dargestellt.

In der Regel folgt dem ersten Beugen noch ein zweites endgültiges Anziehen der Beine an den Leib. Wiedergabe von Beobachtungsnotizen wird den Gang der Ereignisse am besten verständlich machen. Am 12. VII. haben wir bei einer elften Häutung im Verlaufe von 15 Minuten 15 Spreizungen beobachtet, also in jeder Minute eine. In der 16. Minute hat die Spinne die Beine so weit gebeugt, daß Femora und Tibien etwa einen rechten Winkel miteinander bilden; in der folgenden Minute hat sie die Glieder endgültig an den Leib geführt, wie es Taf. 1, Abb. 4g zeigt. Am 23. VII. beobachteten wir 3 Minuten nach dem Freiwerden und nach mehreren Spreizungen schwaches Beugen der Beine, die aber gleich darauf wieder schlaff hinuntersanken. Sie waren in Gespinstfaden verwickelt und dadurch wahrscheinlich ungewöhnlich gereizt worden. Nach kurzer Ruhe hat auch diese Spinne wie die anderen die Beine durch zweimaliges Beugen an den Leib gezogen. Zwischen den beiden Bewegungen vergingen 4 Minuten. Aber erst nach der ungewöhnlich langen Zeit von 14 Minuten fing das Tier an, die Beine zu putzen.

1873 hat WILDER[1] die Häutung von *Nephila plumipes* beobachtet, abgebildet und kurz beschrieben. Seine erste Abbildung, die die Spinne

[1] Ich verdanke die Kenntnis dieser Arbeit Herrn Dr. H. WIEHLE, dem ich auch an dieser Stelle fur den Hinweis danken möchte.

beim Ausziehen der Beine darstellt, kann nicht glücklich genannt werden. Die zweite, die das Tier nach der Häutung am Faden hängend zeigt, ist viel besser und stimmt durchaus mit unserer Photographie (Taf. 1, Abb. 1f) überein. Der leider überaus kurze Text zu den Bildern verdient besondere Beachtung, weil hier zum erstenmal auf die Bedeutung der Körperflüssigkeit hingewiesen wird, wenn auch nähere Angaben fehlen. WILDER meint, daß »the position must assist the flow of fluid from the abdomen into the limbs and the cephalothorax«. Diese nicht weiter begründete Ansicht ist richtig; nur muß, wie wir erläutert haben, mehr als ein bloß passives Einfließen von Blut in die Kopfbrust angenommen werden.

Welche Bedeutung das »Hängen« nach der Häutung hat, ist nicht sicher feststellbar. Bei völliger Ruhe des Tieres könnte man mit der Annahme einer allmählichen Erhärtung des Chitins zufrieden sein. Dabei bleiben aber die Spreizungen unverständlich. Vielleicht wird durch sie eine Verbildung oder Versteifung der Beine verhindert. Wahrscheinlich dient auch das Beugen der Erhaltung richtiger Gelenkfunktion. BONNET (1928) hat bewiesen, daß für richtiges Funktionieren der Beine der normale Ablauf der Häutung unbedingt erforderlich ist. Denn Spinnen, die unmittelbar nach dem Häuten gefesselt wurden, bekamen steife Glieder. Ferner sagt er, daß diejenigen, »que l'on oblige à un déplacement continu ont leurs membres tordus . . .«. Damit kann es wohl als gesichert gelten, daß das bloße Erstarren des Chitins nicht genügt, um die Beine nach der Häutung wieder leistungsfähig werden zu lassen. Dazu ist Spreizen und Beugen unerläßlich.

Nach Beendigung aller mit der Häutung zusammenhängenden Vorgänge zieht sich *Nephila* nicht, wie so viele Araneiden, in eine »Retraite« zurück, sondern klettert zur Netznabe, wo sie in der normalen Fangstellung sitzen bleibt. Das erfolgt etwa 1 Stunde nach dem Beugen der Beine. In der folgenden Nacht wird gewöhnlich die Exuvie aus dem Netz herausgebissen und hinabgeworfen.

4. Die besondere Häutung der Pholcidae.

Wir beschreiben hier den Verlauf einer ersten Häutung von *Pholcus phalangioides* FÜSSL., die am 9. September 1929 unter besonders günstigen Umständen mit dem binokularen Mikroskop beobachtet werden konnte. Sie stimmt in allen Einzelheiten mit dem Verhalten älterer Tiere durchaus überein. Die jungen Spinnen hatten 1 Woche vorher die Eier verlassen. An ihrer auffallenden Stellung konnte man die bevorstehende Häutung erkennen. Sie hängen an einem Faden, an dem

sich die Spitzen der zusammengehörigen Beinpaare berühren. Die Beine sind etwas stärker gebeugt, als es in der gewöhnlichen Fangstellung der Fall zu sein pflegt.

Die Häutung wird durch Heben und Senken des Abdomens eingeleitet, also Bewegungen, die man vor dem Platzen der Exuvie bei so vielen Spinnengattungen beobachten kann. Hier verdienen aber verschiedene Einzelheiten besondere Erwähnung. Zunächst bewegt sich das Abdomen unregelmäßig; bald wird es mit einem Ruck, bald langsam gehoben. Manchmal erreicht die Spitze der Spinnwarzen die Mitte der Femora, meistens kommt sie aber nicht so hoch. Zwischen den einzelnen Bewegungen liegen Pausen von verschiedener Länge.

Nach 4 Minuten ändert sich das Verhalten der Spinne ziemlich plötzlich. Das Abdomen geht nun in kurzen, ruckweisen Bewegungen auf und nieder. Die Haut des hinteren Drittels der Kopfbrust zeigt deutliche rhythmische Wellenbewegung. Diese Wellen auf der Körperoberfläche werden zweifellos durch die den Abdominalstiel passierenden Blutstöße hervorgerufen. Der ganze Cephalothorax wird unförmig dick, die Ventral- sowie die Dorsalseite ist rundlich vorgewölbt. Die Beine beugen und strecken sich wieder, so daß die ganze Spinne etwas gehoben und gesenkt wird. Diese letztere Bewegung erfolgt während der ganzen 11 Minuten langen Phase fünfmal. Die Spinne bewegt sich nun stärker und stärker, bis plötzlich die eigentliche Häutung beginnt. Und zwar beginnt sie beim Abdomen, das jetzt rechtwinklig gegen die wagerecht gehaltene Kopfbrust gebeugt wird. Dabei erscheint seine Haut runzelig. Gleich darauf entsteht auch der Riß an den Seiten des Cephalothorax; er beginnt am Hinterleibsstiel und läuft langsam nach vorn. Unterdes ist die Häutung des Abdomens schon weit vorgeschritten; man kann eine deutliche Zugwirkung am Hinterleibsstiel erkennen. Es dauert mehrere Sekunden, bis der »Deckel« des Cephalothorax sich ablöst. Er klappt aber nicht nach unten, sondern wird parallel der Rückseite des Tieres nach hinten gezogen. Bei der infolge fortgeschrittener Hinterleibshäutung bestehenden Spannung gleitet er rasch auf dem Rücken der Spinne entlang.

Unterdessen hat die Häutung der Beine begonnen. Sie werden kräftig gebeugt, aber in dieser Phase durchaus nicht aktiv gestreckt. Den Ausgleich der Beugung bringt allein die Körperschwere. Daß das eine merkwürdige Abweichung vom Verhalten anderer im Hängen sich häutender Spinnen ist, braucht nicht weiter betont zu werden.

Mit dem Freiwerden der Femora ist auch die Häutung des Hinterleibes beendet. Er wird die ganze Zeit rechtwinklig gegen den Cephalo-

thorax nach oben gehalten. Bei fortschreitendem Heraustreten der Beine sinkt der ganze Körper der Spinne nach unten. Wenn die Spinnwarzen hierbei in der Höhe des ventralen Teiles der Exuvie des Cephalothorax angekommen sind, werden sie an ihr festgeheftet. Sie bleiben nun im Gegensatz zu *Nephila* und allen Araneiden, deren Häutung ich gesehen habe, unmittelbar an der Exuvie befestigt. Es wird also kein Faden gesponnen und allmählich verlängert.

Die Folge dieses eigentümlichen Verhaltens ist nicht nur ein Häutungsbild, das von dem der Netzspinnen außerordentlich abweicht, sondern es ergeben sich vor allem gänzlich veränderte physikalische

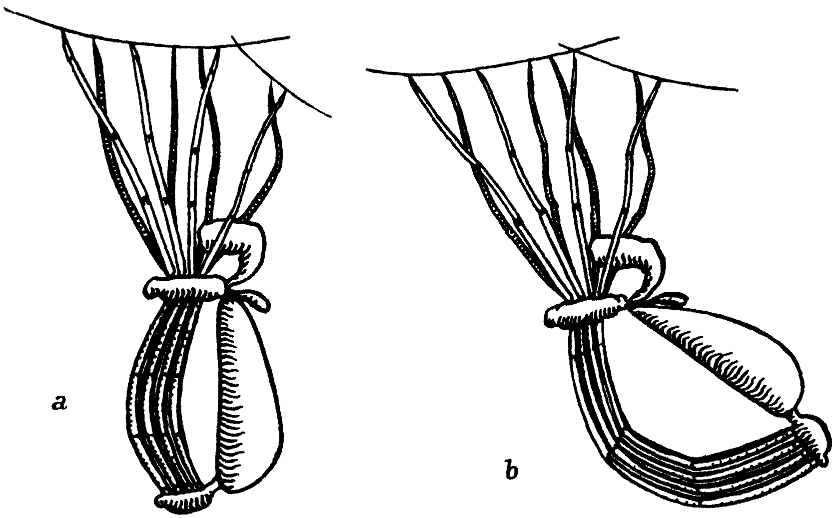


Abb. 1a, b. Zwei Stadien der Häutung von *Pholcus phalangioides* FÜSSL.

Verhältnisse. Die Beine können nur so weit nach unten hin aus der Exuvie herausgeführt werden, als das Abdomen lang ist. Wenn sie noch weiter aus der alten Haut herauskommen, müssen sie nach vorn gebogen werden, wie es in Abb. 1a angedeutet ist. In dieser Häutungsphase erscheint das Festhalten der Spinnwarzen an der Exuvie durchaus unzweckmäßig; denn es bedeutet eine Erschwerung des Ausziehens der Beine, das durch Mitwirkung der Körperschwere nur erleichtert werden könnte.

12 Minuten nach Beginn der Häutung sind die Beine bis zur Mitte der Tibien aus der Exuvie befreit. Jetzt werden sie aber nicht mehr vorwiegend gebeugt, sondern in erster Linie kräftig durch Einpressen von Blut gestreckt. Dadurch wird der Körper, dessen beide Teile

nicht mehr rechtwinklig gegeneinander gebeugt, sondern geradlinig nach unten gerichtet sind, so weit nach hinten gebogen, daß er bei stärkster Streckung der Beine fast wagerecht steht. Diese bilden nahezu einen Halbkreis, wie es in Abb. 1b dargestellt ist. In dieser Phase zeigt *Pholcus* von allen Spinnen, deren Häutung mir bekannt ist, die ausgiebigsten Bewegungen. Abb. 1b stellt einen Augenblick äußerster Streckung dar. Beim Nachlassen des Blutdrucks sinkt der Körper einem einarmigen Hebel vergleichbar wieder in die senkrechte Stellung zurück. Jetzt scheint der Mechanismus der Häutung noch unzweckmäßiger als vorher zu sein. Denn der hochgedrückte Körper (vgl. Abb. 1b) übt ja einen Druck auf die Beine aus, der dem Häutungserfolg direkt entgegengesetzt ist; er wirkt auf die Beine im Sinne eines Zurückschiebens in die Exuvie. Damit hat der Blutdruck bei diesem Tier doppelte Arbeit zu leisten. Er muß einerseits die Beine zum Herausgleiten aus der Exuvie verlängern und andererseits den Körper heben und dabei nach oben drehen, um Platz für die immer länger werdenden Extremitäten zu schaffen.

Die nächste Phase bringt das Verständnis für all diese scheinbaren Unzweckmäßigkeiten. 15 Minuten nach Häutungsbeginn werden die Bewegungen der Spinne nach und nach ruhiger und langsamer, obwohl noch sämtliche Tarsen und Metatarsen in der Exuvie stecken. Nach wenigen Sekunden hängt das Tier fast bewegungslos; man hat den Eindruck, daß es erlahme, ohne die Häutung vollständig beendigen zu können. Die Beine waren bisher weich und gebogen, nicht an den Gelenken geknickt. Während dieser 6 Minuten dauernden Pause erlangen die Femora plötzlich ihre endgültige Form, werden gerade und sind an der Patella scharf gegen die Tibia abgesetzt. Es liegt nahe, anzunehmen, daß jetzt das bishes weiche Chitin erstarrt ist. Auch die Tibia gewinnt nun ihr typisches Aussehen. Bei anderen Spinnen kann man diese langsame Entstehung der Form der Beine gegen Ende des Hängens beobachten.

Schließlich fängt die Spinne, die auch während der Häutungspause nicht ganz zur Ruhe gekommen ist, an, sich zur vollständigen Befreiung der Beine wieder kräftig zu bewegen. Es ist aber nicht mehr das übliche Spiel von Streckung und Zusammenziehung, sondern die Tarsen werden einfach aus der Exuvie gezogen. Dabei beugt das Tier, dessen ganzer Körper jetzt senkrecht herabhängt, die Femora kräftig dorsalwärts, so daß die Patellen über den Cephalothorax ragen. Dadurch wird ein Zug an den Beinen ausgeübt, der ja möglich ist, weil die Spinnwarzen an der Exuvie Widerstand finden, so daß hier der für die Zugwirkung notwendige Gegendruck stattfinden kann.

Aus dieser letzteren Eigenart wird alles, was die Häutung von *Pholcus* von der der übrigen Spinnen unterscheidet, verständlich. Man braucht nur anzunehmen, daß die Kraft des Herzens nicht ausreicht, die überaus langen Beine aus der Exuvie zu befreien. Dem ist nun der ganze Vorgang angepaßt worden, also der Notwendigkeit, nach Erschöpfung der Wirkung des Blutdruckes noch eine Zugwirkung zu erzielen. Das Haften der Spinnwarzen an der Exuvie und das Erstarren des Chitins vor dem Ende der Häutung kann als physikalische Vorbedingung für erfolgreiche Befreiung aus der leeren Haut aufgefaßt werden. Über Wesen und Entstehung einer solchen »endogenen Anpassung« sollen hier, wo es sich in erster Linie um Sammlung von Beobachtungen handelt, keine Gedanken geäußert werden.

Das Nachspiel nach der Häutung von *Pholcus* kann ebenfalls aus diesem Gesichtspunkt heraus verstanden werden. Denn nach der endgültigen Befreiung der Tarsen sinken die Beine des Tieres nicht schlaff herab, sondern werden sogleich an den Leib gezogen. Es fehlt also das gewöhnliche »Hängen«. Die Beine bleiben gebeugt, die Femora sind so weit wie möglich dorsalwärts gerichtet. Das Bild, das eine so hängende Spinne bietet, ähnelt durchaus dem, das man von *Aranea* oder *Nephila* nach dem Beugen der Beine zu sehen gewohnt ist.

Aus dem Protokollheft gebe ich noch folgende Einzelheiten wieder, die bei der Beurteilung der Frage, ob es sich wirklich um endogene Anpassungen handelt, Interesse haben dürften. Das Ausziehen der Tarsen dauerte 1 Minute lang, das Hangen mit gebeugten Beinen 11 Minuten. Vom Sprengen des Cephalothorax bis zur Beendigung der Häutung brauchte die Spinne 22 Minuten. Da es eine erste Häutung ist, kann diese Zeit als außerordentlich lang gelten. Von der ersten den Vorgang ankündigenden Bewegung bis zur Einnahme der Normalstellung vergingen 48 Minuten.

5. Häutungen bei beschränktem Raum.

a) Tegenaria domestica Cl.

So leicht die gemeine Hausspinne zu beschaffen ist, so selten glückt eine einwandfreie Beobachtung des Tieres beim Häuten. Denn gewöhnlich geschieht es bei Nacht und kann aus keinerlei Anzeichen vorherbestimmt werden. Ein längeres Vorspiel gibt es bei diesem Tier nicht, das auch schon spätestens 1 Stunde nach vollzogener Häutung in der gewöhnlichen Fangstellung in der Wohnröhre sitzt.

Der Schlupfwinkel wird bei der Häutung nicht verlassen, und alle Einzelheiten des Verhaltens können als Anpassung an den beschränkten Raum der Gespinströhre gedeutet werden. Das gilt ganz besonders von der Ausgangsstellung des Tieres, die auf Taf. 1, Abb. 5a

noch gut zu erkennen ist, obwohl die Häutung im Augenblick der Aufnahme schon begonnen hatte. Drei Beinpaare sind nach vorn gerichtet, das vierte extrem nach hinten. Dadurch wird erreicht, daß die Spinne so flach wie eben möglich in der Röhre hängt.

Die Häutung wird durch Bewegungen des Körpers eingeleitet. Cephalothorax und Abdomen werden um einige Grad gegeneinander geneigt und wieder gestreckt. Dabei spreizt die Spinne die Beine etwas und hebt hierdurch den Körper. Wahrscheinlich ist diese Spreizung eine Folge des steigenden Blutdrucks, der bald nachläßt und wieder stärker wird, so daß die ganze Spinne sich langsam auf und ab bewegt.

Ein ganz ähnliches Verhalten beschreibt WARREN (1925) von der Sparasside *Palystes natalius* KARSCH, von deren besonderer Häutungsweise noch zu sprechen sein wird. Er sah als erste Tätigkeit der Spinne, die nach Art der *Araneidae* an einem Faden hing, vor dem Häuten rhythmisches Heben und Senken des Körpers. Diese Bewegung wurde durch seitliche Flexion und folgendes Strecken der Beine bewirkt. Das ist nicht die einzige Übereinstimmung, die zwischen dem Verhalten von *Palystes* und dem von *Tegenaria*, deren Häutung zunächst weiter beschrieben sei, besteht.

Schon nach 1 Minute platzt die Haut des Cephalothorax am abdominalen Ende. Auch der Hinterleibsstiel reißt auf und hebt sich ab. Der Riß des Chitins läuft auf beiden Seiten langsam nach vorn, bis der »Deckel« abgelöst ist und nach unten klappt. Diese mit dem binokularen Mikroskop einwandfrei festgestellte Beobachtung hat im Vergleich mit dem entsprechenden Vorgang bei *Nephila* besonderes Interesse. Der durch den Abdominalstiel in den Cephalothorax getriebene Blutstrom trifft natürlich zuerst das Hinterende der Kopfbrust. Hier reißt an beiden Seiten das Chitin. Dem weiteren Verlauf des Risses sind zwei Widerstände entgegengesetzt. Das sind einerseits die Verstärkungsleisten des Abdominalstiels und andererseits das gesamte die Kopfbrust umfassende Chitin. Weil bei *Tegenaria* das Chitin des Cephalothorax zuerst hinten einreißt und doch der Deckel am Abdominalstiel hängen bleibt, muß gefolgert werden, daß bei *Nephila* nur der Widerstand des Ectoskeletes die besondere Art des Platzens bedingt. Man braucht nicht anzunehmen, daß noch ein weiterer Mechanismus vorhanden ist, der bei diesen Spinnen den »Deckel« nach vorn klappen läßt.

In dem beschränkten Raum der Netzröhre gleiten die Beine von *Tegenaria* nicht senkrecht nach unten aus der Exuvie heraus. Man wird an die Häutung von *Pholcus* erinnert, wenn man sieht, daß auch ihre

Spinnwarzen an der Exuvie haften bleiben. Bei beiden Spinnengattungen ist die Häutung erschwert, *Pholcus* muß die ungewöhnlich langen Beine aus der Exuvie bringen, *Tegenaria* hat keinen Platz, die Extremitäten senkrecht nach unten gleiten zu lassen. Man sieht auf Taf. 1, Abb. 5a, daß sie schräg nach unten und hinten gerichtet aus der Exuvie herauskommen. Die Häutungsbewegungen schieben das Bein allmählich in dieser Richtung vorwärts und bewirken dabei auch einen Druck gegen den Körper, der auf diese Weise etwas gedreht wird. Er kann, wie bei *Pholcus*, mit einem Hebel verglichen werden, dessen befestigtes Ende die Spinnwarzen wären. Man erkennt diese veränderte Körperstellung ohne weiteres beim Vergleich von Taf. 1, Abb. 5a mit 5f.

Wenn die Tibien fast ganz aus der Exuvie erschienen sind, drückt die Spinne die Beine nach unten. Die Femora werden um das Coxalgelenk gedreht, wodurch die parallel nebeneinanderliegenden Beine scharf gebeugt, fast geknickt werden. Auf Taf. 1, Abb. 5c sieht man sie geradlinig aus der Exuvie herausragen. Abb. 5d zeigt sie schon gebogen. Die normalen Häutungsbewegungen gehen langsam weiter und werden durch die Tätigkeit der hinabdrückenden Femora unterstützt. Diese bewirken schließlich das völlige Befreien der Tarsen. Abb. 5f zeigt die Spinne in der Ruhestellung nach beendeter Häutung, die dem Hängen der Radnetzspinnen entspricht. Die Tarsen der eigentümlich wagerecht gehaltenen Beine überragen die Exuvie, sie konnten überhaupt nur durch Zug nach unten aus ihr herausgebracht werden.

Die Femora wirken gegen Ende der Häutung wie Hebel, die am Cephalothorax befestigt sind. Weil ihr distales Ende die ferneren Glieder nach unten zieht, entsteht ein Druck, der am Cephalothorax nach oben wirkt. Der Körper wird aber dadurch nicht gehoben, sondern findet an der Exuvie, an der die Spinnwarzen anliegen, Widerstand. Aus dieser Tatsache ergibt sich die Deutung des ganzen Vorgangs. Wie bei *Pholcus* genügt auch hier die Kraft der normalen Häutungsbewegung nicht, die Beine vollständig gegen den Widerstand des Körpers, der gewissermaßen vor ihnen hergeschoben wird, aus der Exuvie herauszubringen. Den Rest der Häutung mußten die besonderen Bewegungen der Femora übernehmen, was nur möglich war, wenn der Körper an der Exuvie eine feste Stütze fand.

Die Tätigkeit der Femora während der letzten Phase der Häutung ist keine ausschließliche Besonderheit der Tegenarien. Man kann sie auch bei Radnetzspinnen beobachten. Etwas Ähnliches sieht man auf Abb. 4f, Taf. XI meiner ersten Mitteilung (FISCHEL 1929). Bei der dort dargestellten *Aranea diademata* erkennt man deutlich einen Zug nach vorn, der auf die distalen Beinglieder durch Neigung der Schenkel im Coxalgelenk ausgeübt wird. Aber er ist

nicht entfernt so stark wie bei *Tegenaria* und bewirkt, wie die eben angeführte Abbildung zeigt, auch eine leichte Hebung des Körpers. Was bei den Radnetzspinnen nur unwesentlich ist, hat bei den Hausspinnen besondere Bedeutung gewonnen.

Die völlige Ruhe der Spinne in der auf Taf. 1, Abb. 5f dargestellten Haltung dauert nur 2 Minuten. Dann folgt, durch wiederholte Pausen unterbrochen, ein leichtes Spreizen der Beine, die dabei etwa $^1/_2$ mm gehoben werden und wieder in die Ausgangsstellung zurücksinken. 7 Minuten nach beendeter Häutung beugt die Spinne die Beine, die aber noch nicht vollständig an den Körper herangezogen werden. Das erfolgt erst 2 Minuten später in einer zweiten Beugung. Dann folgen 7 Minuten vollständiger Ruhe, bis das Tier plötzlich die Beine ausstreckt und sich an den Fäden der Röhre, Ventralseite nach oben, aufhängt. Nach weiteren 47 Minuten findet man die Spinne wieder in normaler Stellung vorn in der Röhre sitzen.

Das Nachspiel nach der Häutung braucht nicht immer in gerade derselben Weise, wie gerade beschrieben wurde, zu verlaufen. Bei einer *Tegenaria Derhamii* Scop., bei der sonst nichts Abweichendes zu beobachten war, unterblieb die zweite Beugung. Statt dessen sah man ein krampfhaftes Zittern der Beine. Gleichzeitig bewegten sich Cheliceren und Maxillen. 15 Minuten nach dem Beugen hat die Spinne sich wieder an Gespinstfäden aufgehängt, aber nicht, wie die eben erwähnte, mit der Bauchseite nach oben, sondern senkrecht, den Kopf nach unten gerichtet. 10 Minuten war sie dann ruhig, bis sie sich plötzlich herumwandte, so daß der Kopf nach oben gerichtet war. Gleich darauf kletterte sie an der Exuvie umher und faßte bald deren Beine, bald andere Teile mit den Cheliceren. Es kann nicht gesagt werden, warum sie das tat. 4 Minuten lang kletterte sie dann in der Röhre umher und bezog schließlich wieder die übliche Lauerstellung.

Um unsere Beobachtung vollständig mitzuteilen, gebe ich hier auch die einzelnen Zeiten der Häutungsphasen von *Tegenaria domestica* an.

9.59 Uhr: Platzen des Cephalothorax.
10.14 Uhr: Häutung beendet, ruhiges Hängen.
10.16 Uhr: Spreizung der Beine mit leichten Auf- und Abbewegungen.
10.23 Uhr: Erstes Beugen der Beine.
10.25 Uhr: Zweites Beugen.
10.32 Uhr: Spreizen der Beine und Aufhängen im Gespinst.

b) Agalena labyrinthica Cl.

Wir hatten keine Gelegenheit, die vollständige Häutung einer Trichterspinne zu beobachten. Aus dem, was zu sehen war, kann man aber einwandfrei erkennen, daß *Agalena labyrinthica* Cl. sich in ähn-

licher Weise wie *Tegenaria* häutet. Aber der ganze Vorgang ist bei ihr weniger spezialisiert als bei dieser. Sie bleibt ebenfalls dabei in der Gespinströhre. Die Beinstellung ist etwas anders, wie man aus Abb. 2 ohne weiteres erkennt. Vor allem fehlt hier der scharfe Unterschied zwischen der Richtung der drei ersten Beinpaare und dem nach hinten gestreckten vierten Beinpaar. Die Spinne arbeitet sich senkrecht nach unten aus der Exuvie heraus, an der aber die Spinnwarzen während der ganzen Häutung haften bleiben. Die Beobachtung begann erst, als der Cephalothorax schon geplatzt war und die Tibien aus der leeren Haut unter den üblichen Bewegungen erschienen. Die Neigung der Femora, die bei *Tegenaria* eine so starke Biegung der Beine verursacht, ist hier schwach, aber deutlich zu erkennen. Nach beendigter Häutung sinken die Beine nicht herab, sondern bleiben rechtwinklig vom Körper gestreckt. Abb. 2 zeigt die Spinne unmittelbar nach der Befreiung des letzten Beines.

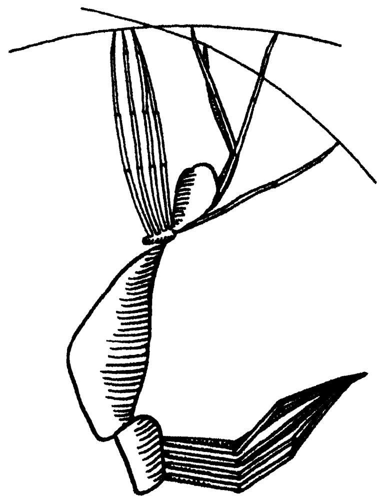


Abb. 2. Schema der Stellung von *Agalena labyrinthica* CL. unmittelbar nach beendeter Hautung. (Nach einer Photographie angefertigte Zeichnung.)

Diese Mitteilungen genügen, um zu zeigen, daß die Häutung bei *Tegenaria* und *Agalena* in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen. Wir deuten ihre Eigenart als Anpassung an den engen Raum der Gespinströhre.

c) Die Häutung von Coelotes atropos Walck.

In seiner Arbeit von 1927 berichtet GERHARDT von der Häutung dieser Art, die nach seiner Beobachtung »leicht und anscheinend in jeder Lage vonstatten geht« (S. 618). Ich habe *Coelotes* in größerer Zahl gehalten, konnte aber nur eine einzige Häutung unter außerordentlich ungünstigen Bedingungen beobachten. Im Zuchtglas sitzen diese Spinnen gewöhnlich unter einem regellosen Gewirr von Fäden, das sie in einer Ecke über und um sich herum anbringen. Nach den gewöhnlich nächtlichen Häutungen findet man die Exuvie in recht verschiedenen Stellungen, manchmal in Seitenlage, manchmal Bauchseite nach oben, an den Fäden des Gespinstes hängend. Dazwischen gibt es alle denk-

baren Übergänge; wie schon GERHARDT betont hat, sind Netzfäden für glücklichen Verlauf der Häutung überhaupt nicht unbedingt erforderlich. In der Regel sind sie aber vorhanden; wenn sie fehlen, handelt es sich um Tiere, die sich recht bald nach Einsetzen in das Zuchtglas oder nach Entfernung des Gespinstes häuten. Weil nun Häutung in Seitenlage vorkommt, ist es von besonderem Interesse zu wissen, ob die Beine vielleicht nach Art der Lycosiden, die später beschrieben wird, aus der Exuvie herausgezogen werden. Nach der einen mir gelungenen Beobachtung kann das nicht mit Sicherheit entschieden werden. Es handelt sich um die dritte Häutung, also um ein noch kleines Tier, das in einem Gespinst saß, zwischen dessen Fäden allerlei Reste von gefressenen *Drosophila* hingen. Dabei konnte man denn mit dem Binokular zwar die einzelnen Phasen der Häutung unterscheiden, während die Feinheiten der Beinbewegung undeutlich blieben. Es bleibt damit nichts anderes übrig, als die Vermutung zu äußern, daß nach dem Wenigen, was zu erkennen war, höchstens eine äußere Ähnlichkeit zwischen dem Verhalten von *Coelotes* und dem der Lycosiden besteht. Die entgültige Entscheidung der Frage muß weiteren Beobachtungen überlassen bleiben. In der Freiheit häutet sich *Coelotes* unter Steinen, was die dort vorgefundenen Exuvien beweisen. Ob aber die Variabilität des Verhaltens bei der Häutung mit dem normalen engen Aufenthaltsraum zusammenhängt, läßt sich nicht entscheiden.

Von dem, was man sehen konnte, seien folgende Einzelheiten mitgeteilt. Die Spinne hängt, Bauch nach oben, unter dem Netz. Die Stellung wird wiederholt gewechselt, bis 12.59 Uhr endgültig Ruhe eintritt. Die Beine werden fast genau so gehalten wie beim Sitzen auf der Erde. Darum hängt die Spinne auffällig flach unter den Fäden. 13.11 Uhr platzt der Cephalothorax. Die Schnelligkeit der nun folgenden Häutung macht die Beobachtung von Einzelheiten unmöglich. 13.15 Uhr — also schon nach 4 Minuten — sind die Beine aus der Exuvie herausgezogen. Sie sinken nicht schlaff herab, sondern werden unmittelbar unter der leeren Haut senkrecht nach oben gehalten, wobei die Tarsenspitzen den ventralen Brustteil der Exuvie berühren. Die Häutungsbewegungen werden $^1/_2$ Minute nach dem Freiwerden der Beine noch fortgesetzt. Ihre eigentümliche Stellung scheint durch Fäden des Gespinstes bedingt zu sein, die ein Neigen nach vorn und eine Beinhaltung wie bei *Tegenaria* verhindern. Nach weiteren 3 Minuten (13.18 Uhr) beugt die Spinne die Beine. Die unbefriedigende Beobachtung wird hier unterbrochen. 14.05 Uhr sitzt das Tier in normaler Stellung neben der Exuvie auf dem Boden des Gefäßes.

In einer der Arbeiten BONNETS (1927) ist die erste Häutung von *Dolomedes fimbriatus* CL. abgebildet, die eine gewisse Ähnlichkeit mit dem eben geschilderten Verhalten von *Coelotes* hat. Bei beiden Arten bleiben die Spinnwarzen während des ganzen Vorgangs an der Exuvie haften, so daß der Körper nicht herabsinkt, sondern sich neigt, wie es bei *Tegenaria* beschrieben wurde. Diese Neigung der Spinne ist auf der Zeichnung von BONNET vorzüglich zu erkennen.

6. Die Häutungsweise der Lycosidae.

a) Lycosa sp.

Die in meiner ersten Mitteilung geäußerte Vermutung, daß die Häutung der Wolfspinnen von der der übrigen Araneen erheblich verschieden ist, hat sich bestätigt. Die erste ausführliche Beschreibung des Vorgangs stammt von WAGNER (1888) und ist in meinem ersten Aufsatz referiert worden. Ich hatte in diesem Jahre das Glück, *Trochosa* unter günstigen Bedingungen bei der Häutung beobachten zu können; es ist das gleiche Objekt, an dem auch WAGNER seine Studien gemacht hat. Aber es war die zweite Häutung eines jungen Tieres, das dabei in einem Gespinst saß. Ob ältere Trochosen, die nach der vierten Häutung überwintern, sich frei auf der Erde stehend häuten, weiß ich nicht. WAGNER erwähnt nichts von Geweben. An einer *Lycosa* sp., die im Harz in der Nähe von Ballenstedt gefangen war, gelang auch die Beobachtung eines älteren Tieres. Es handelt sich wahrscheinlich um die vorletzte Häutung. 1 Woche später ist die Spinne aus unbekannten Gründen gestorben, so daß eine genaue Bestimmung unmöglich war.

Die Stellung einer Wolfspinne beim Häuten ist überaus merkwürdig. Sie liegt dabei auf der Seite, in dem von uns beobachteten Fall waren die Beine gegen die Glaswand des Zuchtgefäßes gestemmt. Von den Ereignissen vor dem Sprengen des Cephalothorax kann nichts gesagt werden; der »Deckel« löst sich in der üblichen Weise und klappt nach hinten.

Die Beine werden in sehr eigentümlicher Weise aus der Exuvie herausgeführt, und es kann gleich vorweg erwähnt werden, daß eine Deutung des Verhaltens nicht möglich ist. Wie bei allen Spinnen werden auch die Beine der *Lycosidae* durch Bluteinpressen verlängert. Das geschieht bei allen Beinen gleichzeitig, während es bei der antagonistischen Bewegung — also der Muskelkontraktion — nicht der Fall ist. Vielmehr wird bei den Lycosiden zunächst das erste, dann das zweite usw. Beinpaar gebeugt, bis nach ganz kurzer Pause der Blutstoß alle Beine wieder streckt. Danach beginnt das gleiche Spiel von neuem.

Wir können also WAGNERS Beobachtung bestätigen. Er hatte kein binokulares Mikroskop und konnte deshalb die Einzelheiten des Häutungsmechanismus nicht so eingehend beurteilen, wie es heute möglich ist. Das Wesentliche des ganzen Vorgangs, die zeitliche Folge der Beinbewegungen, hat er richtig beschrieben.

Während des Ausziehens der Beine ändert sich die Stellung des vierten Paares ein wenig. Es war zu Beginn der Häutung nach hinten gerichtet und im Patellargelenk so stark gebeugt, daß Tibia und Femur etwa einen rechten Winkel bildeten. Dieses Beinpaar wird nun allmählich gestreckt und etwas nach vorn geführt, so daß es den anderen, die unter sich nicht divergieren, parallel steht. Da nur diese eine Beobachtung zur Verfügung steht, kann nicht gesagt werden, ob der Vorgang ein Zufallsergebnis ist, oder ob ihm irgendwelche Bedeutung zukommt.

Nach beendeter Häutung liegt die Spinne mit rechtwinklig abgestreckten, aneinandergelegten Beinen ruhig neben der Exuvie. 2 Minuten später spreizt sie, ähnlich wie Agaleniden, wiederholt alle Glieder. Längere Pausen unterbrechen dieses Spiel, bis nach 14 Minuten die Beine in drei (also nicht wie gewöhnlich in zwei) besonderen Bewegungen gebeugt werden. Zuerst sieht man nur eine leichte Neigung der Glieder gegeneinander; unmittelbar darauf folgt ein scharfer Ruck, der die Beine in die Nähe des Körpers bringt, bis sie schließlich, so nahe es eben möglich ist, an den Leib geführt werden. Wieder können wir nicht angeben, ob das ein Sonderfall oder ein für die *Lycosidae* typisches Geschehen ist.

Über eine halbe Stunde saß das Tier mit angezogenen Beinen, bis es sich aufrichtete, ein wenig im Glase umherging und ruhig sitzen blieb. Kein Anzeichen verriet die eben erst überstandene Häutung.

Aus dem Protokollheft seien noch die Zeiten der Häutungsphasen kurz mitgeteilt:

18.22 Uhr: Platzen des Cephalothorax.
18.36 Uhr: Die Taster erscheinen vor der Exuvie.
18.39 Uhr: Häutung beendet.
18.41 Uhr: Erste Spreizbewegung.
18.43 Uhr: Beugen der Beine in drei Phasen.
19.30 Uhr: Aufrichten und Umhergehen.

b) Trochosa terricola Thor.

Die besondere Art der Beinbewegung der *Lycosidae* kann nicht durch die Seitenlage beim Häuten bedingt sein; denn es gibt Spinnen, die in einem Gespinst und eigentümlicher Stellung sich der Exuvie zu

entledigen pflegen und doch die Beine nicht gleichmäßig, sondern nacheinander beugen. Das konnten wir bei der zweiten Häutung von *Trochosa* beobachten, die in einem besonders angefertigten Gespinst saß. Ob sich die späteren Häutungen dieser Gattung ebenso vollziehen, wissen wir nicht, weil heute beim Niederschreiben des Aufsatzes erst die vierte Häutung vorüber ist. Diese und die dritte erfolgten nachts und entgingen so der Beobachtung. Aus der Stellung der Exuvie war aber zu schließen, daß keine wesentlichen Abweichungen von der zweiten Häutung, die gleich beschrieben wird, vorkamen.

Die etwa 3,9 mm lange Spinne ist am frühen Vormittag an einem Strohhalm emporgeklettert. 11.25 Uhr beginnt sie plötzlich zwischen ihm und der Gefäßwand (Abstand ungefähr 5 mm) zahlreiche Fäden zu spannen, so daß eine Art Brücke entsteht. Darunter umgibt sie sich nach kurzer Pause auf allen Seiten mit Fäden, bis ein Schlupfwinkel entsteht, der einige Ähnlichkeit mit dem Gewebe hat, das Clubioniden gewöhnlich in Zuchtgefäßen spinnen. Aber das Netz der jungen *Trochosa* ist locker; man kann von allen Seiten auch mit dem binokularen Mikroskop hineinschauen. Das Gespinst der Clubioniden ist dagegen filzig.

Nach dem Spinnen folgt zunächst wieder eine kurze Pause. Dann klettert das Tier in dem fertigen, etwa bohnengroßen Raum umher und drängt einzelne Fäden, die ins Innere ragen, durch Gegenstemmen des Abdomens zurück. Schließlich bleibt es ruhig sitzen, den Kopf nach oben gerichtet.

Um 12 Uhr wird die Spinne wieder lebhaft, bewegt sich regellos, dreht sich vollständig um und sitzt wieder still. Sie hat jetzt die endgültige Häutungsstellung eingenommen, die Körperachse steht senkrecht, das Vorderende ist nach unten gerichtet. Das erste und zweite Beinpaar ist parallel zum Körper nach vorn gestreckt, die beiden (Unterschied von *Tegenaria!*) übrigen sind nach hinten gerichtet. Nun herrscht bis 17.55 Uhr völlige Ruhe.

Daß eine Häutung unmittelbar bevorstand, war an verschiedenen Auftreibungen des Körpers deutlich zu erkennen. Die Dorsalseite des Cephalothorax, die gewöhnlich leicht konvex ist, hatte die Form einer stumpfen Pyramide, die sonst flache Ventralseite war deutlich vorgewölbt.

Um 17.55 Uhr fängt das Tier plötzlich an zu spinnen. Die Spinnwarzen werden durch einen wiederholt verstärkten Faden an der »Brücke« angeheftet. Nach einer Pause von 4 Minuten beginnt das Vorspiel der Häutung. Die Spinne bewegt sich langsam auf und nieder.

Dabei werden die nach oben gerichteten Beine des dritten und vierten Paares abwechselnd gebeugt und gestreckt. Die beiden anderen Paare bewegen sich entsprechend. Viermal war dieses Auf- und Abgehen des Körpers zu beobachten. 18,04 Uhr fangen plötzlich die Beine an zu pulsieren — es gibt keinen besseren und treffenderen Ausdruck für ihr feines Hin- und Herschwanken. Es ist anzunehmen, daß es eine unmittelbare Folge des verstärkten Herzschlages ist, der Blut zum Sprengen des Chitins in den Cephalothorax preßt. Und diese Verstärkung setzt, wie genau mit dem Binokular zu sehen war, plötzlich ein. Man erkennt auch ein feines Pulsieren auf dem abdominalen Ende des Cephalothorax, was ganz den Vorgängen bei *Pholcus* entspricht. Hier reißt auch die Kopfbrust an beiden Seiten auf, aber der Riß läuft vorerst nicht weiter, obwohl das abzulösende deckelförmige Stück bei den nun einsetzenden Schwellungen der ganzen Kopfbrust kräftig gehoben wird.

18.08 Uhr werden die Blutstöße so heftig, daß der gesamte Cephalothorax sich etwas nach vorn verlängert oder, besser gesagt, zwischen Augen und Cheliceren ein wenig vorgewölbt wird. Einen Augenblick lang sitzt die Dorsalseite der Exuvie, die mit dem Abdominalstiel am Hinterleib hängt, wie eine Kapuze über dieser Beule. Dann reißt der »Deckel« vollständig ab und liegt locker auf dem heftig pulsierenden weichen Chitin auf. Mit fortschreitender Häutung des Abdomens wird er allmählich nach oben geschoben. Ob es sich bei diesen offenbar ungewöhnlich starken Anstrengungen für ein typisches Verhalten von *Trochosa* oder um einen Sonderfall handelt, muß dahingestellt bleiben. Eine weitere Häutung dieser Spinne habe ich nicht gesehen. Auch hier fällt die große Ähnlichkeit mit den entsprechenden Vorgängen bei *Pholcus* auf.

Es ist bemerkenswert, daß die Abdominalhaut an beiden Seiten bis zu den Spinnwarzen einreißt. Diese heften sich unmittelbar an die Exuvie an und bleiben es während der ganzen Häutung.

Die Beine werden nach Art der Lycosiden aus der Exuvie gezogen. Es kontrahiert sich zuerst die Muskulatur des vierten Paares, dann des dritten usw. Gestreckt werden alle Beine zur gleichen Zeit.

Auch bei dieser Spinne sieht man besondere Anstrengungen zur Befreiung der Tarsen aus der Exuvie. Aber wo wir bisher etwas Ähnliches beschreiben mußten, wurden die Femora n a c h v o r n geneigt. *Trochosa* neigt sie s e i t l i c h, spreizt sie also, wodurch natürlich auch ein Zug auf die distalen Beinglieder ausgeübt wird, der sie vollständig aus der Exuvie herausbringt. Die üblichen Häutungsbewegungen — Kontraktion und Streckung — erleiden durch das Spreizen keine Störung.

Es ist noch nachzutragen, daß sich im Laufe der Häutung die Richtung, in der die Beine aus der Exuvie herauskommen, um eine Kleinigkeit ändert. Zuerst bewegen sie sich genau wagerecht, vom Erscheinen der Tibien an aber etwas nach oben. Das könnte die Folge davon sein, daß die dem Vorderende näheren Beine ein wenig intensivere Häutungsbewegungen ausführen als die hinteren. Eine besondere Bedeutung darf man dem aber wohl nicht zuschreiben.

18.13 Uhr erscheinen die Tarsen in den Coxalgelenken der Exuvie, die Häutung ist damit beendet, aber die Bewegungen der Beine gehen noch eine volle Minute weiter, wodurch die Tarsen gegen die leere Haut gestemmt werden. Erst mit wachsender Beruhigung der Spinne werden sie frei und sinken etwas herab. Nun hängt der Körper senkrecht vor der Exuvie. Die Beine stehen in stumpfem Winkel von ihm ab, wie es bei *Tegenaria* der Fall ist. Während dieser Streckhaltung kann man auch an dem kleinen Tier ein deutliches Spreizen beobachten, bei dem sich alle Beine etwas heben und wieder in die Ausgangslage zurücksinken. Es kam in 8 Minuten fünfmal vor.

18.23 Uhr zieht die Spinne die Beine in nur einer einzigen Beugung an den Leib. Aber sie hält alle Extremitäten (also auch Taster und Cheliceren) keineswegs ruhig, sondern drückt sie bald fest an den Körper an, bald läßt sie sie wieder locker. Das dauert, von Ruhepausen unterbrochen, bis 18.43 Uhr. Jetzt streckt sie die Beine aus und nimmt im Gespinst, noch immer den Kopf nach unten gerichtet, normale Haltung ein. Weitere Beobachtungen liegen nicht mehr vor.

Wir schließen wieder eine kurze Übersicht des Häutungsablaufs an:

12.00 Uhr: Einnahme der Häutungsstellung im Gespinst.
17.55 Uhr: Anheften der Spinnwarzen.
17.59 Uhr: Beginn des Blutdruckes.
18.04 Uhr: Platzen des Cephalothorax, aber noch keine völlige Lösung des »Deckels«.
18.08 Uhr: Lösung des »Deckels«.
18.15 Uhr: Häutung beendet.
18.23 Uhr: Beugen der Beine.
18.43 Uhr: Normale Stellung.

7. Die verschiedenen Häutungstypen der Araneen.

Zweierlei hat nach der hier vertretenen Ansicht die Häutungsweise der verschiedenen Spinnengattungen beeinflußt. Das ist einerseits die besondere Körperform, wie bei *Nephila* oder *Pholcus*, und anderseits die Lebensweise, wie bei *Tegenaria*. Zu dieser letzteren Gruppe gehört außer *Coelotes* auch *Amaurobius*, die wir gehalten haben, ohne

daß die Beobachtung einer Häutung glückte. Aus der Stellung der Exuvie, deren Glieder stets auffallend flach gespreizt im Gespinst hängen, läßt sich schließen, daß bei beiden Gattungen eine Anpassung an das Leben in schmalen Felsspalten und an den engen Raum unter Steinen vorliegt. Die Haltung der Exuvie von *Filistata*, deren Häutung ebenfalls bei Nacht erfolgt, ist der von *Amaurobius*, wenn diese sich im Gespinst gehäutet hat, überaus ähnlich. Aber man findet sie stets unversehrt vor oder außen am Fanggewebe, während die von *Amaurobius* immer darin oder darunter liegt. Ob zwischen der Häutung beider Gattungen noch weitere Unterschiede bestehen, kann nur die Beobachtung lehren. Die Häutung von *Pisaura* und den Thomisiden ist — soviel man aus der Stellung der Exuvie schließen kann — der der Araneiden sehr ähnlich. Die Zugehörigkeit von *Pisaura* zu dieser Gruppe ist besonders auffällig, weil man sie lange für eine Verwandte der Wolfspinnen gehalten hat. Infolge der Haltung beim Häuten muß sie in die Nähe der Netzspinnen gestellt werden. Zweifellos handelt es sich um eine besonders spezialisierte Familie.

Wenn man das Hängen bei sich berührenden Tarsenspitzen als wichtigstes Charakteristikum dieses Häutungstyps annimmt, gehören also *Araneidae*, *Thomisidae* und *Pisauridae* zusammen (*Aranea*-Typ). Dem gegenüber stehen die Spinnen, die mit gespreizten Beinen unter einem Netz hängen. Das wären die *Lyniphiidae*, deren Häutungsstellung in meiner vorigen Arbeit (Fischel 1929) abgebildet ist. Mit diesem Typ ist das Verhalten der *Agalenidae* und wahrscheinlich auch der *Amaurobiidae* verwandt und vielleicht als primitivere Häutungsweise anzusehen. Denn auch sie hängen mit flach gespreizten Beinen, Bauch nach oben, im Gespinst.

Ein zweites wichtiges Kennzeichen einer Häutung ist die jeweilige Änderung der Körperhaltung und das Auftreten oder Fehlen eines Fadens zwischen Exuvie und Spinnwarzen. Wenn er vorhanden ist, wird er entsprechend der wachsenden Länge der Beine verlängert, der ganze Körper sinkt tiefer. Es ist besonders schön bei *Tetragnatha* zu sehen und gilt für alle Häutungen nach dem *Aranea*-Typ. Wenn der Faden fehlt, kann, wie bei *Tegenaria*, der Körper nur geneigt werden. In der Mitte zwischen beiden Typen steht nach der Beschreibung von Warren (1925) die Sparasside *Palystes natalius* Karsch. (Sie ist wohl mit der von Petrunkewitsch 1928, S. 159 aufgeführten Gattung *Palistes* L. Koch identisch.)

Diese Spinne, die nach einer zweiten Mitteilung von Warren (1923) auch Eidechsen frißt, hängt bei der Häutung an einem Faden,

wobei die Tarsen der zusammengehörigen Beinpaare sich berühren. Das entspricht dem Verhalten von *Aranea*. Dagegen bleiben die Spinnwarzen während der Häutung an der Exuvie haften, so daß der Körper sich nach unten neigt, wie es bei *Tegenaria* der Fall ist. Wir geben die Zeichnungen von WARREN hier wieder, weil sie besser als eine Beschreibung erläutern, was wichtig ist (Abb. 3). Nach seinen Mitteilungen ist die Häutung des Abdomens dieser Spinne von der aller hier beschriebenen sehr verschieden. Dessen Haut reißt nicht an den Seiten ein,

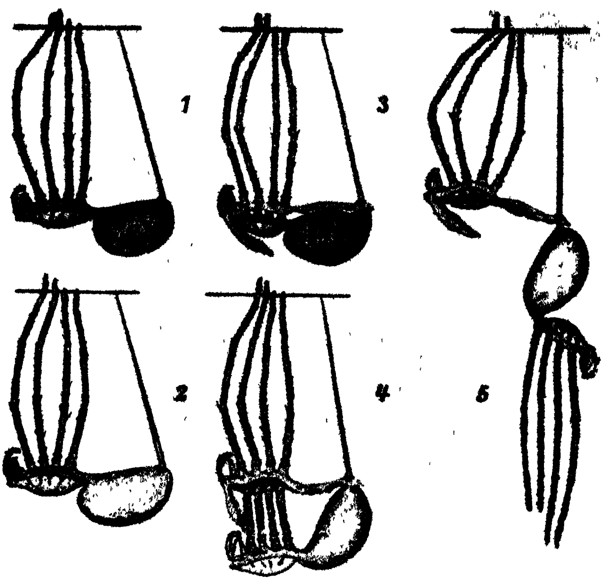


Abb. 3. Phasen der Häutung von *Palystes natalius* KARSCH. (Aus WARREN 1925.)

wie es an der Exuvie von *Nephila* schön zu sehen ist (Taf. 1, Abb. 2), sondern in der Mitte der Rückseite. Alles andere, was WARREN berichtet, entspricht dem gewöhnlichen Verlauf der Häutung. Er schildert das Hängen und Spreizen nach dem Herabsinken der Beine und das plötzliche Beugen. Merkwürdig ist, daß er erst nach dem Beugen auf der Rückseite des Cephalothorax ein Pulsieren der Cuticula sah, wie wir es bei *Pholcus* in einer viel früheren Phase der Häutung beobachten konnten.

An den *Aranea*-Typ kann man die Häutung von *Pholcus* als geringere, und die von *Nephila* als stärkere Spezialisierung anschließen. Die Tarsenspitzen von *Pholcus* berühren sich, wie bei *Aranea*, in der Aus-

gangsstellung paarweise am Faden. Das gilt auch für das letzte Beinpaar, an dem *Nephila* zu Beginn der Häutung hängt. Wie die Bewegungen ihrer drei übrigen Beinpaare aufzufassen sind, wissen wir nicht. Dagegen kann das abweichende Aufreißen der Haut des Cephalothorax aus den durch die Größe der Spinne bedingten Druckverhältnissen verstanden werden. Es ist darum nicht nötig, dieser Abweichung den Wert eines besonderen Typs beizulegen. Bei systematischer Zusammenstellung der Häutungstypen hat man der *Aranea*-Gruppe zwei besondere Verhaltungsweisen als Unterabteilungen nachzuordnen: die von *Nephila* und von *Pholcus*. Bei der einen bedingt die Größe, bei dem anderen die Länge der Beine eine Spezialisierung.

Von alledem ist die Weise der *Lycosidae* grundsätzlich verschieden, weil die Beine nicht wie bei den anderen Spinnen im gleichen Augenblick gebeugt werden. Hier muß das Verhalten von *Trochosa* als besondere Abart diesem Typ untergeordnet werden. Ob auch die Vogelspinnen und vielleicht die ganze von PETRUNKEWITCH (1928) umschriebene Unterordnung *Mygalomorphae* hier angeschlossen werden müssen, steht dahin.

Besondere Untersuchung brauchen schließlich die *Dysderidae*, vor allem *Segestria*, die in einer den Körper eng umschließenden Gespinströhre lebt. Es muß festgestellt werden, ob sie sich innerhalb oder außerhalb des Schlupfwinkels häutet. Das gleiche gilt für die *Salticidae*, die wir ebenfalls gehalten haben, ohne daß eine Häutung beobachtet werden konnte.

8. Pathologische Häutungserscheinungen.

Jede Häutung bringt zum mindesten die gefangene Spinne in Lebensgefahr. Ob das auch für Tiere in der Freiheit gilt, entzieht sich der Beurteilung. Es kommt häufig vor, daß bei Häutungen im Zuchtglas ein Bein in der Exuvie stecken bleibt. Bei Thomisiden ist es besonders oft der Fall, die dann die Häutung meist vollständig beenden und die ganze Exuvie an dem stecken gebliebenen Bein mit sich umherschleppen. Nur ausnahmsweise bleiben solche Spinnen längere Zeit am Leben. Man kann sie dadurch retten, daß man mindestens einen halben Tag nach der Häutung das ganze Glied mit der anhängenden Exuvie abschneidet. Bei einer Amputation unmittelbar nach dem Häuten verblutet die Spinne.

Große Taster können den Männchen bei der letzten Häutung große Schwierigkeiten bereiten. In unseren Zuchten sind Todesfälle von *Tetragnatha* aus diesem Grunde vorgekommen.

Ferner sterben einzelne Spinnen nach erfolgreich begonnener Häutung ohne jeden erkennbaren Grund. Wir konnten eine *Agalena* beobachten, die in vollständig normaler Stellung im Gespinst hing und regelmäßig in der üblichen Weise die Beine beugte und streckte. Das Platzen des Cephalothorax war wie gewöhnlich vor sich gegangen. Aber als die Tibien etwa halb aus der Exuvie herausgekommen waren, wurden die Bewegungen der Spinne immer langsamer, bis sie schließlich vollkommen ruhig hing und starb. Etwas Ähnliches geschah mit einer jungen *Coelotes*. Es muß sich um besonders schwache Tiere gehandelt haben, deren Herz bei der schweren Beanspruchung versagte.

Sehr selten sind vom Gewöhnlichen abweichende Häutungen, die ohne Folgen für die Spinne bleiben. Zweimal konnten wir abweichendes Platzen des Chitins an der Kopfbrust feststellen. Bei einer *Clubiona* riß der »Deckel« am Abdominalstiel durch und klappte wie bei *Nephila* nach vorn. Daß es sich wirklich um eine Ausnahme handelte, konnte an zahlreichen anderen Exuvien derselben Art nachgewiesen werden. Das gleiche gilt für *Heteropoda venatoria* L., deren Häutung wir leider nicht beobachten konnten. Eines Tages fand sich bei ihr eine Exuvie, an der der »Deckel« am vorderen Rande des Cephalothorax hing. Auch das war eine Ausnahme. Das Tier lebt noch und ist durchaus gesund. Es handelt sich um eine seltene Ausnahme vom normalen Verlauf der Häutung.

9. Schlußbemerkung und Zusammenfassung.

Wir haben bei der Arbeit alle Aufmerksamkeit auf genaues Studium aller Einzelheiten der Häutung gerichtet und sie zu verstehen gesucht. Die Veränderungen, die Farbe, Gestalt, Behaarung und Bestachelung der Spinne erfahren, sind nicht weiter untersucht worden, weil es schwer ist, sie zu deuten, so daß das Ergebnis der Arbeit nicht viel mehr als eine Beschreibung der fraglichen Tatsachen gewesen wäre. Darum sei auch auf die Angabe der Zahl der Häutungen bei verschiedenen Spinnengattungen verzichtet. Dieses Problem ist von Bonnet behandelt worden, der von den Ergebnissen in verschiedenen Arbeiten (1926—1928) berichtet. Es ist uns nicht möglich gewesen, zu diesem Teilgebiet der Häutungsforschung Neues beizutragen, weil die Zeit, die zur Verfügung stand (Mai bis Oktober 1929) zu kurz war, um eine größere Anzahl von Spinnen aus dem Ei bis zur Reife zu züchten. Was wir an den Häutungen selbst beobachtet haben, soll nun in einer kurzen Übersicht zusammengestellt werden.

1. *Nephila madagascariensis* Vins. hängt bei der Häutung unter der Netznabe. Der Cephalothorax wird zuerst an seinem hinteren Ende

gesprengt, so daß der dorsale Teil seines Chitins vorne an der Exuvie hängenbleibt. (Bei den meisten Spinnen ist es umgekehrt.) Das Besondere dieses Vorgangs wird auf das Verhältnis von Breite der Kopfbrust zum Durchmesser des Abdominalstieles zurückgeführt. Die Spinne hängt während der Häutung nur am vierten Beinpaar, die anderen ragen frei in die Luft (vgl. Taf. 1, Abb. 1a—g).

2. *Pholcus phalangioides* Füssl. häutet sich an einem Faden hängend, an dem sich die Tarsenspitzen berühren. Die Spinnwarzen werden nach dem Freiwerden des Abdomens an der Exuvie befestigt und bleiben während der ganzen Häutung an ihr haften. Also kein allmählich sich verlängernder Faden. Kurz vor dem Ende des Hinausgleitens der Beine aus der Exuvie tritt eine kurze Pause in den Bewegungen der Spinne ein. Dabei erstarrt schon das Chitin der Femora und Tibien. Die Tarsen werden durch besondere, von den üblichen abweichende Bewegungen aus der Exuvie gezogen. Nach beendeter Häutung hängen die Beine nicht schlaff herab, sondern bleiben gebeugt. Alle Einzelheiten dieser Häutung lassen sich als Anpassung an die Länge der Beine verstehen.

3. *Tegenaria domestica* Cl. häutet sich in der Gespinströhre. Der Körper gleitet nicht senkrecht aus der Exuvie heraus, sondern wird nach unten und hinten geneigt. Die Beine sinken nach dem Freiwerden nicht schlaff herab, sondern werden fast wagerecht von dem senkrecht stehenden Körper abgehalten (vgl. Taf. 1, Abb. 5a —f). Das Eigenartige dieser Häutung kann durch die Enge des Raumes in der Gespinströhre bedingt sein.

4. *Lycosidae* häuten sich auf der Seite liegend. Die Häutungsbewegungen der Beine sind von denen anderer Spinnen sehr verschieden. Sie werden nicht alle gleichzeitig, sondern nacheinander gebeugt, wenn sie in der Exuvie vorwärtsgleiten sollen. Sie werden aber, wie auch bei anderen Spinnen üblich, durch einen einzigen Blutstoß im gleichen Augenblick wieder gestreckt.

5. *Trochosa terricola* Thor. häutet sich in einem besonderen Gespinst, das mit dem der *Clubionidae* eine gewisse äußerliche Ähnlichkeit hat. Die Beine werden ebenfalls nicht gleichzeitig, sondern nacheinander gebeugt. Um die Tarsen vollständig aus der Exuvie herauszubringen, spreizt die Spinne die Femora nach den Seiten. (Abweichung vom Verhalten anderer Spinnen, die sie nach vorn neigen.)

6. Alle hier beobachteten Häutungen lassen drei verschiedene Typen unterscheiden. Es gibt erstens Spinnen, die beim Häuten einen Faden an der Exuvie befestigen und ihn allmählich verlängern, so daß

der Körper nach unten sinkt. Zur zweiten Gruppe gehören diejenigen, deren Spinnwarzen an der Exuvie haften bleiben. Sie neigen den Körper nach unten und hinten. Eine Mittelstellung zwischen beiden kommt der Sparasside *Palystes natalius* KARSCH zu. Die dritte Gruppe bilden die *Lycosidae*, die bei der Häutung überhaupt nicht hängen, sondern auf der Seite liegen. Ihre Häutungsbewegungen sind von denen anderer Spinnen erheblich verschieden.

Literaturverzeichnis.

BONNET, PIERRE, 1926: Sur le nombre de mues que subissent les Arraignées. Bull. d. l. Soc. entomol. d. France, Séance du 21 mars 1926.

— 1927: De la parthénogénèse, de l'état de maturité et des mues »postnuptiales« ches les Arraignées. Bull. d. l. Soc. d. Zool. d. France. Bd. 52, S. 332 bis 351.

— 1927: L'eclosion des cocons chez les Arraignées. Bull. d. l. Soc. d'hist. nat. d. Toulouse. Bd. 56, S. 505—512.

— 1928: Note préliminaire sur les phénomènes de la mue, de l'autotomie et de la régénération chez les Aranéides. Compt. rend. d. l. Soc. de Biol. Bd. 99, S. 1711—1713.

COMSTOCK, JOHN H., 1913: The Spider Book. New York.

FISCHEL, WERNER, 1929: Wachstum und Häutung der Spinnen. 1. Mitteilung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 133, S. 441—469.

GERHARDT, U., 1928: Biologische Studien an griechischen, corsischen und deutschen Spinnen. Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere. Bd. 10, S. 576—675.

PETRUNKEWITCH, A., 1928: Systema Aranearum. Transact. Connect. Acad. of Arts and Sciences. Bd. 29, S. 1—270.

SAVORY, THEOD. H., 1928: The Biology of Spiders. London.

WAGNER, W., 1888: La mue des Arraignées. Ann. d. Sciences nat. 7e Série Zool. Bd. 6, S. 281—393.

WARREN, ERNEST, 1923: Note on a lizard-eating S. African Spider. Ann of the Natal Mus. Bd. 5, S. 95—100.

— 1925: Note on the Ecdysis of a Spider. Ebenda. Bd. 5, S. 231—234.

WILDER, B. G., 1874: Note upon the Moulting of Nephila plumipes. Proc. of the Am. Assoc. for the Adv. of Science. 22nd Meeting. S. 262—263.

Erklärung der Tafel 1.

Abb. 1a—g. Phasen der Häutung von *Nephila madagascariensis* VINS.

Abb. 2. Exuvie von *Nephila madagascariensis* VINS. Seitenansicht.

Abb. 3. Vorderende des Abdominalstieles von *Nephila madagascariensis* VINS. (Mikroaufnahme).

Abb. 4. Abdominalstiel von *Aranea diademata* L. (Mikroaufnahme).

Abb. 5a—f. Phasen der Häutung von *Tegenaria domestica* CL.

Die Blutbewegung der gefäßlosen Capitelliden.

Von

Konstantin von Haffner (Hamburg).

Mit 14 Abbildungen im Text.

Inhalt.

I. Einleitung.

In einer sehr beachtenswerten Arbeit konnte A. Meyer (1927) feststellen, daß das Cölom einiger Tiergruppen durch die Ausbildung einer Bewimperung befähigt ist, die circulatorischen Leistungen des blastocölischen Gefäßsystems zu ersetzen. Bei den von Meyer untersuchten Formen (*Tomopteris, Polynoe*, Sipunculiden, Bryozoen, Brachiopoden, Chätognathen) handelt es sich um Tiere, bei denen das blastocölische Blutgefäßsystem teilweise oder ganz reduziert ist. Trotzdem findet interessanterweise eine Bewegung der Leibeshöhlenflüssigkeit in bestimmter Richtung statt, wodurch komplizierte Kreislaufsysteme

entstehen. Das Cölom ist also nach den Untersuchungen MEYERS in der Lage, in circulatorischer Hinsicht das blastocölische Gefäßsystem zu ersetzen, und zwar in weit höherem Maße, als bisher angenommen wurde.

Wie erfolgt aber die Blutbewegung, wenn das blastocölische Gefäßsystem zwar geschwunden, jedoch keine Cölombewimperung vorhanden ist? Findet in diesem Falle eine geregelte Blutbewegung statt, und wie geht sie vonstatten? Das ist die Frage, die ich in der vorliegenden Arbeit zu beantworten suche.

Die Auswahl geeigneter Untersuchungsobjekte war von größter Wichtigkeit. Als solche erwiesen sich die Capitelliden. Nach den sehr gründlichen Untersuchungen von EISIG, die von mir geprüft und bestätigt werden konnten, zeichnen sich die Capitelliden durch vollständigen Mangel eines blastocölischen Gefäßsystems aus. Dabei fehlt eine Cölombewimperung vollkommen. Die für die Fragestellung notwendigen Voraussetzungen waren also bei dieser Polychätenfamilie gegeben. Besonders genau untersucht wurde nur eine besonders große Art, *Dasybranchus caducus*, während einige andere Arten nur zum Vergleich herangezogen wurden.

A. MEYER bemerkt mit Recht, daß in Anbetracht der Einheitlichkeit des Cölomraums im ganzen Tierkörper es verständlich ist, »daß nur mittels Wimperaktion eine nach entgegengesetzten Richtungen gehende Strömung möglich ist; denn die Vorstellung, daß durch Muskelaktion in einem vollkommen einheitlichen röhrenförmigen Raum Strömungen nach entgegengesetzten Richtungen bewirkt werden sollten, stößt auf Schwierigkeiten, deren Überwindung jedenfalls nicht leicht ausdenkbar ist« (S. 177).

Die vorliegenden Untersuchungen zeigen nun, daß auch durch Muskelaktion Strömungen in entgegengesetzten Richtungen der Leibeshöhle bewirkt werden können. Trotzdem besteht kein Gegensatz zu der Auffassung MEYERS, da das Cölom der Capitelliden nicht im strengen Sinne einheitlich ist, sondern eine ziemlich weitgehende Kammerung aufweist. Die folgenden Untersuchungen zeigen, daß dem Organismus hier andere wirksame Mittel zur geregelten Bewegung der Leibeshöhlenflüssigkeit zur Verfügung stehen als in den von MEYER untersuchten Fällen.

Die Untersuchungen wurden im Frühjahr 1928 an der Zoologischen Station zu Neapel ausgeführt, deren Direktion ich verbindlichst für ihr Entgegenkommen danke. Ebenso danke ich bestens dem Marburger Universitätsbund, der mir den Neapler Aufenthalt ermöglicht hat.

II. Blutbewegung und Cölombau von Dasybranchus caducus.

1. Der Bau des Cöloms.

Eine genaue Kenntnis des Cöloms von *Dasybranchus* ist die Grundlage für das Verständnis der Bewegung der Hämolymphe, genau wie für das Verständnis der Blutcirculation von Tieren mit blastocölischem Gefäßsystem eine gründliche Kenntnis des Gefäßsystems erforderlich ist. Eisig (1887) hat die Capitelliden in morphologischer Hinsicht zwar sehr genau untersucht, jedoch nicht speziell in Hinblick auf die Blutbewegung. Daher kann ich seine Angaben in einigen wichtigen Punkten ergänzen.

Zunächst muß zum Verständnis des Folgenden auf den Bau einiger Abdominalsegmente von *Dasybranchus* hingewiesen werden. Abb. 1 (nach Eisig 1887) zeigt einige Segmente von der Abdomenmitte in seitlicher Ansicht. Jedes Segment ist mit zwei Paar Parapodien versehen, flächenhaft ausgebreiteten Wülsten, in welchen eine große Anzahl von Borsten reihenförmig eingepflanzt sind. Die dorsolateral gelegenen Parapodien bezeichnen wir mit Eisig als hämale Parapodien (*h Pd*, Abb. 1), die ventro-lateralen größeren als neurale (*n Pd*, Abb. 1). Dicht über den neuralen Parapodien liegen die vielfach verzweigten Kiemen (*K*), die wie Handschuhfinger nach innen eingestülpt werden können, und in letzterem Falle natürlich äußerlich nicht zu erkennen sind. Dicht über den eigentlichen verzweigten Kiemen liegen wulstförmige, nicht retraktile Erhebungen des Hautmuskelschlauchs, die von Eisig als einfache Parapodkiemen (*PdK*) bezeichnet werden, und dorsal von ihnen liegen die von Eisig entdeckten Seitenorgane (*S*), die als Sinnesorgane aufzufassen sind. Der beschriebene Bau der Segmente ist für *Dasybranchus* typisch. Die Lagebeziehungen der Parapodien, Kiemen und Seitenorgane sind in allen Körperregionen annähernd dieselben. Am Vorderende und Hinterende des Wurmes sind freilich einige Abweichungen festzustellen, die aber hier nicht von Interesse sind, und über die man sich leicht in Eisigs Monographie (1887) orientieren kann.

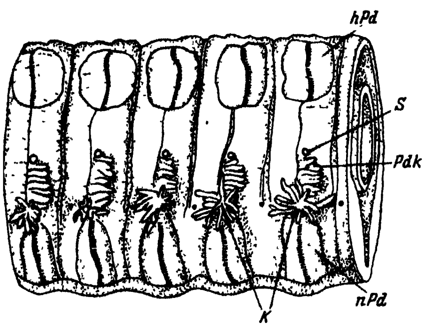


Abb. 1. Einige Segmente von der Abdomenmitte eines *Dasybranchus caducus* in Profilansicht (nach Eisig 1887, Taf. 16, Fig. 3) *h Pd* hämales Parapodium; *n Pd* neurales Parapodium; *K* Kieme; *Pdk* Parapodkieme; *S* Seitenorgan.

Ein Querschnitt durch eines der beschriebenen Segmente, wie er auf Abb. 2 dargestellt ist, orientiert nicht nur über die Lagebeziehungen der inneren Organe, sondern gibt auch eine Übersicht über den Bau des Cöloms, auf das es hier besonders ankommt[1].

Die reiche Gliederung der umfangreichen Leibeshöhle ist auffallend. Unter den Räumen des Cöloms verdient in erster Linie ein median-neuraler Beachtung, da er sich unabhängig von der Segmentierung

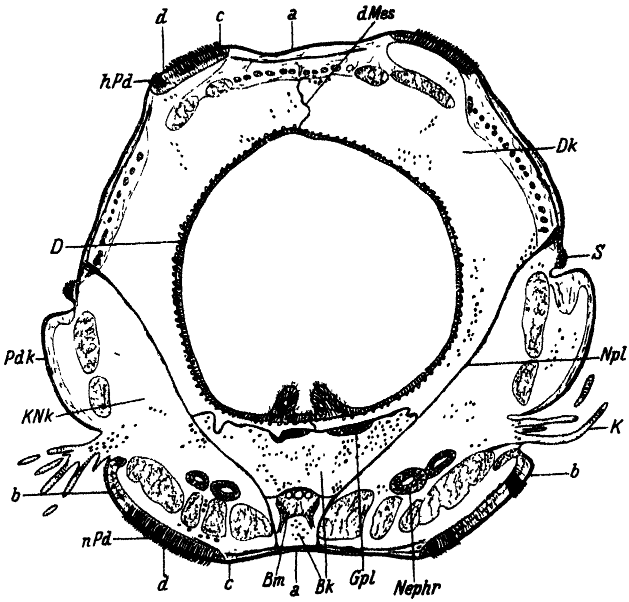


Abb. 2. Querschnitt durch ein Segment der Abdomenmitte von *Dasybranchus caducus*. *hPd* hämales Parapodium; *nPd* neurales Parapodium; *K* Kieme; *Pdk* Parapodkieme; *S* Seitenorgan, *Dk* Darmkammer; *KNk* Kiemen-Nierenkammer; *Bk* Bauchstrangkammer; *Npl* Nierenplatte, *Gpl* Genitalplatte; *D* Darm; *Bm* Bauchmark; *Nephr* Nephridien; *dMes* dorsales Mesenterium.

kontinuierlich, wie ein Gefäß, vom ersten bis zum letzten Segment erstreckt, worauf schon EISIG (1887) hingewiesen hat. Dieser Abschnitt des Cöloms wird von ihm als Bauchstrangkammer (*Bk*) bezeichnet, da er das Bauchmark einschließt. Er wird dorsal von der sogenannten Genitalplatte (*Gpl*) begrenzt, aus deren Wandung die Keimdrüsen hervorgehen, lateral von den beiden Nierenplatten (*Npl*), die gleichzeitig Träger der transversalen Muskulatur sind, ventral vom Hautmuskelschlauch. Nach meinen Beobachtungen können wir zwischen einem

[1] Es sei nebenbei erwähnt, daß das Cölom von einer Hämolymphe erfüllt ist, die sowohl rote Blutscheiben als auch Lymphocyten enthält. Die Farbe der Hämolymphe ist natürlich rot (vgl. EISIG 1887).

oberen und einem unteren Abschnitt der Bauchstrangkammer unterscheiden. Diese beiden Abschnitte kommen dadurch zustande, daß das Bauchmark durch zwei Aufhängebänder mit den Nierenplatten in Verbindung steht (Abb. 2). Obgleich die Aufhängebänder Lücken aufweisen, also eine Kommunikation zwischen oberem und unterem Teil der Bauchstrangkammer besteht, erscheint es mir doch zweckmäßig, zwischen oberem und unterem Abschnitt der Bauchstrangkammer zu unterscheiden, wobei der obere Abschnitt die Keimdrüsen, der untere das Bauchmark (*Bm*) beherbergt.

Im Gegensatz zu der Bauchstrangkammer handelt es sich bei den Darmkammern (*Dk*) um segmental angeordnete Räume, die jeweils vorn und hinten durch Dissepimente gegeneinander abgegrenzt werden. Im übrigen werden die Darmkammern dorso-lateral durch den Hautmuskelschlauch, ventro-lateral durch die Nierenplatten (*Npl*) und ventral durch die Genitalplatte (*Gpl*) abgegrenzt. Der Darm ist dorsal durch ein Mesenterium (*dMes*) am Hautmuskelschlauch befestigt, ventral steht er durch ein Mesenterium mit der Genitalplatte in Verbindung. Hierdurch wird der segmentale Hohlraum der Darmkammer in zwei seitliche Hohlräume geteilt. Nach Eisig soll zwar das dorsale Mesenterium von Lücken durchsetzt sein; diese Beobachtung kann ich aber nicht bestätigen. Im Gegenteil erwiesen sich die Mesenterien auf Schnittserien als lückenlose Aufhängebänder.

Die beste Übersicht über die Beziehungen zwischen Bauchstrangkammer und Darmkammer erhalten wir bei der Betrachtung eines median-sagittalen Längsschnitts (Richtung *a—a*, Abb. 2). Ein solcher Schnitt (Abb. 3) zeigt, daß die das Bauchmark (*Bm*) einschließende Bauchstrangkammer (*Bk*) kontinuierlich von vorn nach hinten verläuft, die Darmkammern (*Dk*) aber streng segmentalen Charakter aufweisen, da sie durch Dissepimente voneinander abgegrenzt werden. Diese Tatsache ist für das Verständnis der Blutbewegung von besonderer Wichtigkeit, und muß daher besonders hervorgehoben werden.

Bis jetzt wurden die seitlichen Räume des Cöloms nicht erwähnt. Sie werden einerseits vom Hautmuskelschlauch, andererseits von den Nierenplatten (*Npl*, Abb. 2) begrenzt. Bei *Dasybranchus* sind es Hohlräume, die sowohl die Nephridien (*Nephr*) als auch die Kiemen beherbergen, daher hier als Kiemen-Nierenkammern (*KNk*) bezeichnet werden sollen. Bei dieser Art sind es, wie gesagt, einheitliche Hohlräume, während bei anderen Capitelliden zwischen Nierenkammern und Parapodkiemenkammern unterschieden werden kann (Eisig 1887). Eisig äußert sich nicht darüber, ob die Kiemen-Nierenkammern wie

die Darmkammern segmentale Hohlräume darstellen, oder ob sie kontinuierliche Hohlräume in der Art der Bauchstrangkammer darstellen. Dieser Punkt ist aber gerade für die vorliegende Untersuchung von Wichtigkeit.

Eine Übersicht über den Bau der Kiemen-Nierenkammern gewinnt man am besten auf Frontalschnitten, welche Bauchstrangkammer und Kiemen-Nierenkammern treffen (Richtung *b—b*, Abb. 2). Abb. 4 zeigt das Lageverhältnis dieser Cölomräume. Es ist deutlich zu erkennen, daß die Dissepimente (*Diss*) eine Strecke weit in die Kiemen-Nierenkammern (*KNK*) vorspringen, daß letztere aber trotzdem kontinuier-

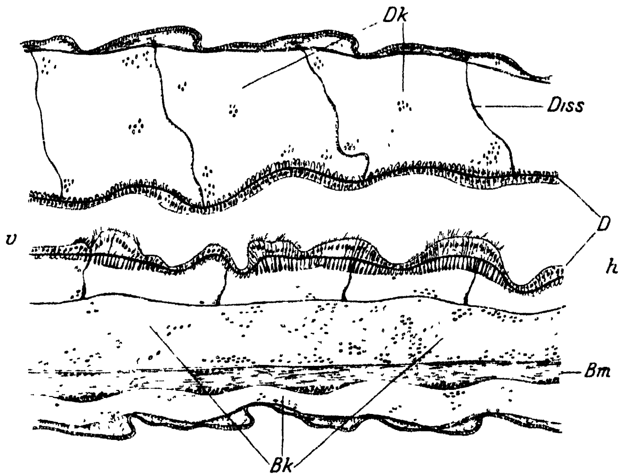


Abb. 3. Medianer Längsschnitt durch ein Segment der Abdomenmitte von *Dasybranchus caducus* (Schnittrichtung *a—a* der Abb. 2). *Dk* Darmkammer; *Bk* Bauchstrangkammer; *D* Darm; *Bm* Bauchmark, *Diss* Dissepiment; *v* vorn; *h* hinten.

liche Hohlräume in der Art der Bauchstrangkammer (*Bk*) darstellen. Diese Beobachtung ist neu und für unsere Betrachtung von Wichtigkeit.

Wir haben also bei *Dasybranchus* zu unterscheiden zwischen:

1. segmentalen Cölomräumen, den Darmkammern;
2. kontinuierlichen Räumen; hierher gehören
   a) die Bauchstrangkammer,
   b) die Kiemen-Nierenkammern.

Es fragt sich nun, ob und inwieweit die einzelnen Cölomräume miteinander in Verbindung stehen. Einige Angaben hierüber finden sich in der Monographie von Eisig, andere Tatsachen konnten erst durch vorliegende Untersuchung ermittelt werden.

Zunächst fragt es sich, ob eine Verbindung zwischen den segmental angeordneten, durch Dissepimente voneinander getrennten Darmkammern und den übrigen Cölomräumen besteht. Durch Untersuchung zahlreicher Schnittserien konnte eine bisher nicht beschriebene segmentale Kommunikation zwischen Darmkammern und Bauchstrangkammer festgestellt werden. Sie ist am besten auf sagittal gerichteten Schnitten zu

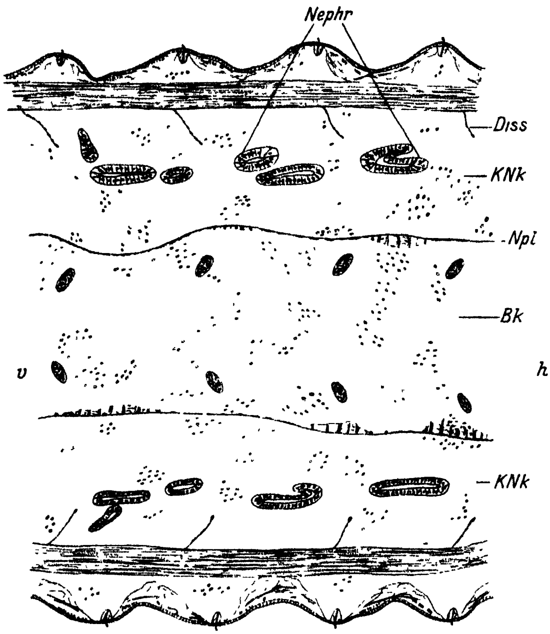


Abb. 4. Frontaler Längsschnitt durch Segmente der Abdomenmitte von *Dasybranchus caducus* (Schnittrichtung *b—b* der Abb. 2). *Bk* Bauchstrangkammer; *KNk* Kiemen-Nierenkammer; *Npl* Nierenplatte; *Diss* Dissepiment; *Nephr* Nephridien; *v* vorn; *h* hinten.

erkennen, auf denen Darmkammern, Bauchstrangkammer und Kiemen-Nierenkammer getroffen sind (Schnittrichtung *c—c*, Abb. 2). Ein solcher Schnitt (Abb. 5) zeigt[1], daß die Genitalplatten (*Gpl*), die die Darmkammern (*Dk*) gegen die Bauchstrangkammer (*Bk*) abgrenzen (vgl. auch Abb. 2), in ihrem vorderen Teil von Öffnungen (*x*) durchbohrt sind. Die Untersuchung lückenloser Schnittserien zeigt, daß in jedem Segment zwei solcher Öffnungen vorhanden sind. Da die Darmkammern durch den Darm und die Mesenterien (vgl. Abb. 2) jeweils segmental in zwei

[1] Es ist zu beachten, daß auf dem dargestellten Schnitt der Darm zufällig noch nicht getroffen ist, was die Übersicht erleichtert, aber nicht ganz mit der Schnittrichtung *c—c* der Abb. 2 übereinstimmt.

Hohlräume zerlegt werden, steht jeder dieser Hohlräume an einer Stelle mit der Bauchstrangkammer in Verbindung.

Schon Eisig gibt an, daß eine Verbindung zwischen den Darmkammern und den Kiemen-Nierenkammern besteht, daß sich also in den die beiden Cölomräume trennenden Nierenplatten (*Npl*) Öffnungen befinden. Diese Angabe konnte ich bestätigen, und auch die von Eisig nicht näher angegebene Lage der Öffnungen mit ziemlicher Sicherheit ermitteln. Diese Öffnungen sind am besten auf sagittal gerichteten Schnitten (Richtung *d—d*, Abb. 2) zu erkennen, auf denen Darm-

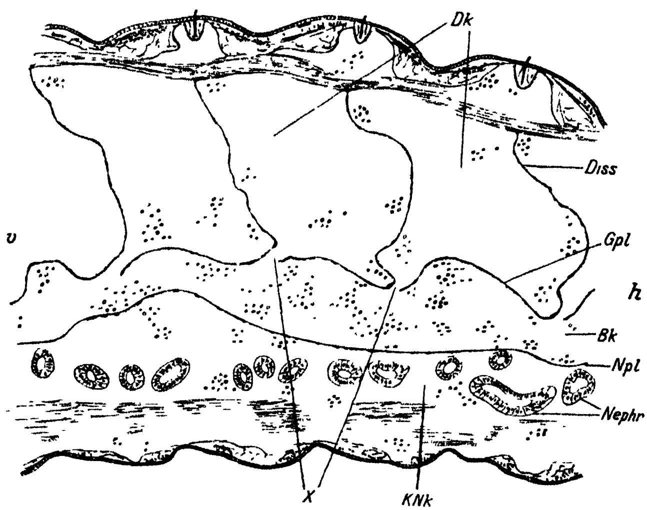


Abb. 5. Sagittaler Längsschnitt durch Segmente der Abdomenmitte von *Dasybranchus caducus* (Schnittrichtung *c—c* der Abb. 2). *Dk* Darmkammer; *Bk* Bauchstrangkammer; *KNk* Kiemen-Nierenkammer; *Gpl* Genitalplatte; *Npl* Nierenplatte; *Diss* Dissepiment; *Nephr* Nephridium; *x* Öffnung zwischen Darmkammern und Bauchstrangkammer; *v* vorn; *h* hinten.

kammer und Kiemen-Nierenkammer getroffen sind (Abb. 6). Die Nierenplatte (*Npl*), welche jederseits die Darmkammern (*Dk*) von der Kiemen-Nierenkammer (*KNK*) abgrenzt, weist in ihrem hinteren Teil Öffnungen (*x*) auf, so daß also eine Kummunikation zwischen den Darmkammern und den Kiemen-Nierenkammern im hinteren Abschnitt eines jeden Segments vorhanden ist. Die Nierenplatten sind zwar außerordentlich zart und zerreißen sowohl bei lebenden Tieren als auch bei konserviertem Material sehr leicht, so daß man bei der Beurteilung der Präparate recht vorsichtig sein muß; das regelmäßige Auftreten der Öffnungen auf einigen Präparaten läßt aber doch nicht an ihrer Existenz zweifeln.

Außer den beschriebenen Verbindungen besteht noch eine Kommunikation zwischen der Bauchstrangkammer und den Kiemen-Nieren-

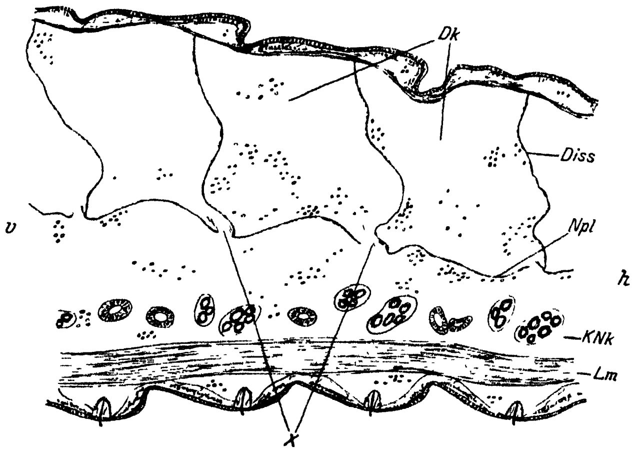


Abb. 6. Sagittaler Längsschnitt durch Segmente der Abdomenmitte von *Dasybranchus caducus* Schnittrichtung *d—d* der Abb. 2). *Dk* Darmkammer; *KNk* Kiemen-Nierenkammer; *Npl* Nierenplatte; *Diss* Dissepiment; *Lm* Längsmuskel; *x* Öffnung zwischen Darmkammer und Kiemen-Nierenkammer; *v* vorn; *h* hinten

kammern. Wie schon erwähnt wurde, können wir zwei Abschnitte der Bauchstrangkammer unterscheiden, die durch die Aufhängebänder

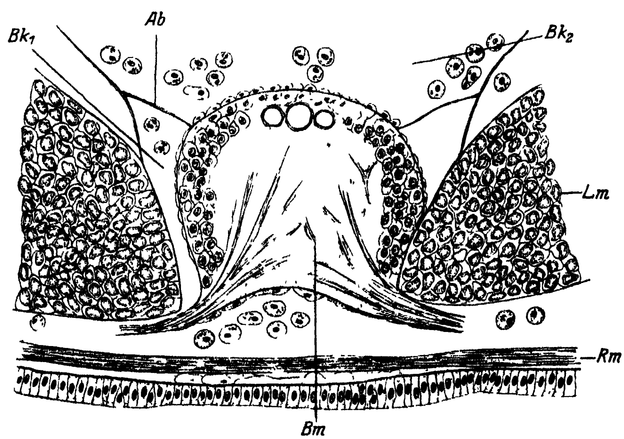


Abb. 7 Querschnitt durch das Bauchmark mit umgebenden Cölomräumen von *Dasybranchus caducus* *Bm* Bauchmark; Bk_1 unterer Abschnitt der Bauchstrangkammer; Bk_2 oberer Abschnitt der Bauchstrangkammer; *Ab* Aufhängeband; *Lm* Längsmuskel; *Rm* Ringmuskel.

des Bauchmarks voneinander getrennt sind. Da die Aufhängebänder (Abb. 7, *Ab*) aber von zahlreichen Öffnungen durchbohrt sind, ist die

Trennung unvollständig. Der untere dieser beiden Hohlräume (Bk_1) befindet sich nun nach meinen Beobachtungen mit den Kiemen-Nierenkammern in offener Kommunikation; letztere liegt sehr weit ventral, zwischen der Längs- und Ringmuskulatur (*Lm* und *Rm*) des Hautmuskelschlauchs. Da zwischen den einzelnen Längsmuskelbündeln überall Spalträume liegen (vgl. Abb. 2), kann die Hämolymphe aus dem unteren Abschnitt der Bauchstrangkammer (*Bk*) zwischen Längs- (*Lm*) und Ringmuskulatur (*Rm*) in die Kiemen-Nierenkammern gelangen und umgekehrt.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die einzelnen Cölomräume segmental durch Öffnungen

1. zwischen Darmkammern und Bauchstrangkammer,
2. zwischen Darmkammern und Kiemen-Nierenkammern,
3. zwischen Bauchstrangkammer und Kiemen-Nierenkammern

miteinander in Zusammenhang stehen.

Alle diese Verbindungen der Cölomräume sind für eine richtige Beurteilung der Blutbewegung von *Dasybranchus* von Wichtigkeit.

2. Die motorisch-circulatorischen Wellen des Hautmuskelschlauchs.

Daß der Hautmuskelschlauch der Capitelliden als propulsatorisches Organ fungiert, konnte schon von Eisig (1887) festgestellt werden. Nach seinen Angaben wird die Hämolymphe durch mehrere nacheinander am Kopfende auftretende, peristaltisch sich fortpflanzende Kontraktionen schwanzwärts gepreßt. Wenn die Hämolymphe am Schwanzende angelangt ist, wechselt die Stromrichtung, indem durch mehrere an diesem Ende ausgehende Kontraktionen das hier aufgestaute Blut in ähnlicher Weise wieder nach dem Kopfe hin befördert wird.

Diese Angaben Eisigs treffen nach meinen Beobachtungen nur zum Teil zu. Wurden frische Exemplare von *Dasybranchus caducus* untersucht unter möglichst natürlichen Bedingungen, d. h. auf Sandunterlage und in ständig frisch zufließendem Seewasser, so wurden Vorgänge beobachtet, die ich auf Abb. 8 darzustellen versucht habe. Abb. 8a zeigt ein Hinterende von *Dasybranchus* in Seitenansicht. An jedem Segment sind die Parapodien (*hPd*, *nPd*) und die Kiemen (*K*) in typischer Anordnung zu erkennen, nur die letzten Körpersegmente haben weder Parapodien noch Kiemen. Am äußersten Hinterende wird zunächst eine Anschwellung bemerkbar (Abb. 8b); gleichzeitig erscheint dieses Hinterende durch Blutfüllung intensiv rot. Durch eine Kontraktionswelle wird hinten angesammeltes Blut nun nach vorn gepreßt (Abb. 8c), wobei die Anschwellung, die stets nur eine geringe Anzahl

von Segmenten (4—5) erfaßt, gewissermaßen nach vorn geschoben wird. Abb. 8d zeigt das weitere Vorrücken der Kontraktionswelle.

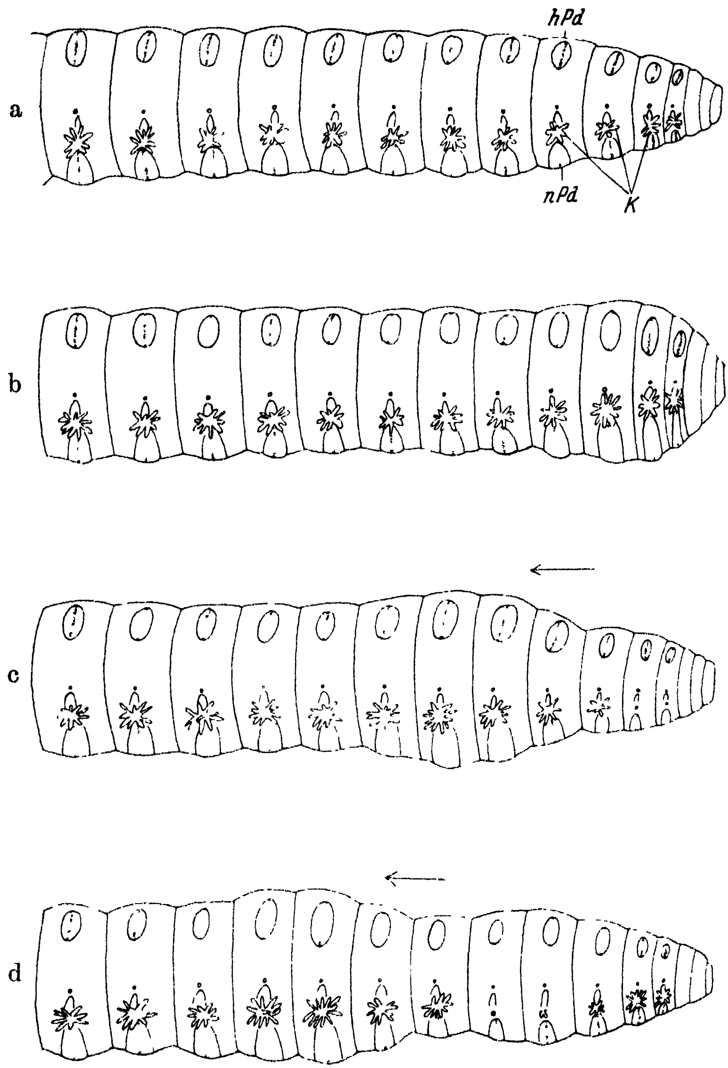


Abb. 8. Fortschreiten einer motorisch-circulatorischen Kontraktionswelle vom Hinterende des Hautmuskelschlauches von *Dasybranchus caducus*. *hPd* hämales Parapodium; *nPd* neurales Parapodium; *K* Kieme. (Schematisch, nähere Erklärung im Text.)

Von besonderer Wichtigkeit sind nun folgende Vorgänge. Bevor noch die erwähnte Kontraktionswelle das Vorderende erreicht hat, sehen wir das Hinterende wiederum anschwellen (vgl. Abb. 8b); es

tritt eine neue Kontraktionswelle auf, die das Blut in derselben Richtung nach vorn preßt, usw. Im Anschluß an die von hinten nach vorn fortschreitenden Wellen sind Kontraktionen der Parapodien und der Kiemen zu beobachten, die jedoch erst an anderer Stelle erörtert werden können. Von Wichtigkeit sind vorläufig folgende Tatsachen: 1. Vom Hinterende gehen in rhythmischer Folge Kontraktionswellen aus, die von hinten nach vorn fortschreiten. 2. Die Hämolymphe kann sich am Hinterende ansammeln und eine Anschwellung verursachen, ohne daß sie durch den Hautmuskelschlauch in umgekehrter Richtung, d. h. von vorn nach hinten, getrieben wird. Diesen Schluß können wir deshalb mit Sicherheit ziehen, weil eine Kontraktionswelle am Hinterende auftreten kann, bevor die vorhergehende das Vorderende erreicht hat. Es muß also für das Tier eine Möglichkeit geben, die Hämolymphe nach hinten zu befördern, obgleich die Kontraktionswellen hauptsächlich in einer Richtung, und zwar von hinten nach vorn, verlaufen.

Die rhythmisch am Hinterende auftretenden Wellen sollen hier als motorisch-circulatorische Wellen bezeichnet werden. Sie unterscheiden sich in mancher Hinsicht von den locomotorischen Wellen. Zunächst hinsichtlich ihres Effekts. Die circulatorischen Wellen verlängern natürlich während ihres Fortschreitens das Hinterende etwas, wodurch es eine geringe Verlagerung erfährt. Beim Auftreten einer Anschwellung wird das Hinterende dementsprechend etwas verkürzt. Da jedoch die Wellen rhythmisch aufeinander folgen, kommt keinerlei Ortsbewegung zustande.

Um auf weitere Unterschiede zwischen circulatorischen und locomotorischen Wellen hinweisen zu können, müssen wir uns die Frage vorlegen, wie die Ortsbewegung mit Hilfe des Hautmuskelschlauches bei Anneliden im allgemeinen und speziell bei *Dasybranchus* erfolgt.

Denken wir zunächst an den Regenwurm. Die Locomotion des Tieres beginnt bekanntlich vorn mit einer Ringmuskelkontraktion, die wellenförmig von vorn nach hinten verläuft. Durch die Kontraktion der Ringmuskulatur wird der Körper gestreckt. Nach ausreichender Streckung zieht dann vom Vorderende, infolge der Kontraktion der Längsmuskeln, eine Verdickungswelle nach hinten, wodurch der hintere Körperteil nachgezogen wird. Durch das rhythmisch abwechselnde Sichverlängern und -verkürzen wird bekanntlich eine Locomotion dadurch gewährleistet, daß die Borsten sich in den Boden verankern und ein Zurückschieben verhindern. Die Ortsbewegung des Regenwurms beruht also auf dem Antagonismus der Längs- und Ringmuskulatur.

Die kriechende Fortbewegung von *Dasybranchus*, der übrigens hinsichtlich Größe und Körperform entfernt an unsere Regenwürmer erinnert, erfolgt in prinzipiell ähnlicher Weise durch abwechselnde Streckung und Kontraktion des Vorderendes. In einer Hinsicht läßt sich aber doch ein wichtiger Unterschied gegenüber dem Regenwurm feststellen. Beim Regenwurm wird durch Dissepimente verhindert, daß die Leibeshöhlenflüssigkeit bei der Kontraktion der Ringmuskulatur (»Verdünnungswelle«) in andere Teile des Körpers ausweicht (vgl. JORDAN 1929). Dadurch werden die betreffenden Segmente viel länger, als das ohne Kammerung der Fall sein würde. Ein kräftiger Vorstoß des Vorderendes ist die Folge. Bei *Dasybranchus* erstrecken sich geräumige, kontinuierliche Hohlräume durch den ganzen Körper (Bauchstrangkammer und Kiemen-Nierenkammern). Infolgedessen können die Segmente nicht so lang gestreckt werden, da die Leibeshöhlenflüssigkeit hier die Möglichkeit hat, in andere Körperregionen auszuweichen. Allerdings wird diese Möglichkeit dadurch eingeschränkt, daß sich im 12. Segment, an der Grenze zwischen Thorax und Abdomen, ein kräftiges Septum befindet, das ein Abströmen des Blutes von vorn nach hinten verhindern dürfte. Immerhin kann der Vorstoß bei *Dasybranchus* nicht so ergiebig sein wie beim Regenwurm, was sich auch bei lebenden Tieren leicht feststellen läßt. Trotz dieses Unterschiedes erfolgt die Ortsbewegung von *Dasybranchus* grundsätzlich in derselben Weise wie beim Regenwurm, und zwar durch abwechselnde Streckung und Kontraktion des Hautmuskelschlauchs, wobei die Borsten der Parapodien natürlich eine wichtige Rolle spielen.

Von dieser abwechselnden Streckung und Kontraktion ist nun bei den vom Hinterende ausgehenden circulatorischen Wellen fast nichts zu sehen. Wie schon mitgeteilt wurde, wird die Hämolymphe durch rhythmisch auftretende und nach vorn fortschreitende Kontraktionen von hinten nach vorn gepreßt. Die circulatorischen Wellen des Hautmuskelschlauchs von *Dasybranchus* haben eine viel größere Ähnlichkeit mit den Kontraktionswellen, die über das Rückengefäß von *Lumbricus* (STÜBEL 1909) oder *Lumbriculus* (v. HAFFNER 1928) fortlaufen, als mit den locomotorischen Wellen, die am Vorderende von *Dasybranchus* auftreten. Nun wissen wir aber durch neuere Untersuchungen (v. HAFFNER 1928), daß gerade die Ringmuskulatur im Rückengefäß für das Fortschreiten der peristaltischen Wellen von größter Bedeutung ist, während die Längsmuskulatur hinsichtlich Ausbildung und Funktion fast ganz zurücktritt. Ist es nun zu gewagt, anzunehmen, daß auch bei den circulatorischen Wellen von *Dasybranchus*, die den über

das Rückengefäß anderer Anneliden fortlaufenden Wellen gleichen, die Ringmuskulatur des Hautmuskelschlauchs von besonderer Bedeutung ist, während die Längsmuskulatur eine viel geringere Rolle spielt? Diese Frage wird sich wohl schwerlich durch Experimente lösen lassen; die Beobachtungen am lebenden Tier sprechen aber für die Richtigkeit dieser Annahme.

Es fragt sich nun, ob auch ein Teil der vom Vorderende ausgehenden Wellen als circulatorische Wellen anzusehen ist, wie das von Eisig angenommen wird, der angibt, daß abwechselnd vom Vorder- und Hinterende Wellen ausgehen, die der Blutbewegung dienen. Die Tatsache, daß die Wellen am Vorderende nicht regelmäßig und rhythmisch fortlaufen, führt mich zu der Anschauung, daß nur die am Hinterende auftretenden Wellen als circulatorische aufzufassen sind, obgleich zugegeben werden muß, daß auch die locomotorischen Wellen eine gewisse Durchmischung des Blutes zur Folge haben. Bei Eisigs Angaben mag die Auffassung mitgespielt haben, daß das durch Kontraktionen des Hautmuskelschlauchs nach vorn getriebene Blut nun auch in umgekehrter Richtung in derselben Weise zurückbefördert werden muß. Das ist aber nicht der Fall. Wie in den folgenden Abschnitten gezeigt werden soll, genügen die in einer Richtung, von hinten nach vorn, fortlaufenden circulatorischen Wellen, um das Blut in verschiedenen Richtungens strömen zu lassen. Daß hierbei der Bau der Leibeshöhle sowie die Funktion der Kiemen und Parapodien eine wichtige Rolle spielt, möchte ich hier nur andeuten.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß bei *Dasybranchus* zwischen circulatorischen und locomotorischen Kontraktionswellen unterschieden werden muß. Die locomotorischen Kontraktionswellen gehen vom Vorderende aus und bewirken mit Unterstützung der Borsten die Ortsbewegung des Tieres. Die circulatorischen Wellen treten rhythmisch am Hinterende auf und dienen ausschließlich der Blutbewegung. Wahrscheinlich spielt die Längsmuskulatur des Hautmuskelschlauchs bei den circulatorischen Wellen eine geringe Rolle.

Interessanterweise können beide Arten von Kontraktionswellen gleichzeitig auftreten. Bei Individuen, die langsam vorwärts kriechen, die also abwechselnd das Vorderende strecken und kontrahieren, konnte ich beobachten, daß zu gleicher Zeit circulatorische Wellen rhythmisch vom Hinterende ausgehen. Bei der Begegnung von locomotorischen und circulatorischen Wellen kommt es zu komplizierten Vorgängen, bei denen entweder die einen oder die anderen die Oberhand gewinnen.

Diese Beobachtung ist deshalb wichtig, weil sie zeigt, daß die circulatorischen Wellen notwendig sind und die locomotorischen für die Durchmischung des Blutes nicht ausreichen. Ob die circulatorischen Wellen auch bei lebhaft kriechenden Tieren auftreten, vermochte ich nicht festzustellen. Es ist möglich, wenn auch nicht wahrscheinlich, daß bei ihnen die locomotorischen Wellen für die Durchmischung des Blutes ausreichen. Vorgänge, die beweisend für die circulatorische Funktion der am Hinterende auftretenden Wellen sprechen, sollen in den weiteren Abschnitten der Arbeit mitgeteilt werden.

3. Die Frequenz der circulatorischen Wellen und ihre Abhängigkeit von der Temperatur.

Die Frequenz der am Hinterende von *Dasybranchus* auftretenden Kontraktionswellen läßt sich bei lebenden Tieren, die sich in Ruhe befinden, ohne Schwierigkeit feststellen. Die Frequenz ist bei gleichbleibender Temperatur annähernd dieselbe. Da die Anzahl der Kontraktionswellen bei *Dasybranchus* relativ gering ist, die circulatorischen Wellen auch nicht ganz so regelmäßig aufeinander folgen, wie z. B. die Kontraktionswellen am Rückengefäß von *Lumbriculus* (v. Haffner 1928), erwies es sich als praktisch, als Beobachtungsdauer einen Zeitraum von je 3 Minuten zu wählen. Das Resultat der Zählung ist in Tabelle 1 niedergelegt.

Tabelle 1.

Datum	Wassertemperatur in °C	Beobachtungsdauer	Anzahl der Kontraktionswellen
7. III. 1928	+ 16	9^{02}— 9^{05} h	16
7. III. 1928	+ 16	10^{04}—10^{07} h	17
9. III. 1928	+ 16,3	12^{02}—12^{05} h	17
9. III. 1928	+ 16,3	14^{50}—14^{53} h	16
10. III. 1928	+ 16	10^{02}—10^{05} h	14
10. III. 1928	+ 16	10^{20}—10^{23} h	16
11. III. 1928	+ 15,9	9^{33}— 9^{36} h	16

Die Frequenz (Anzahl der Kontraktionswellen in der Zeiteinheit von 1 Minute) läßt sich aus der Tabelle leicht errechnen.

Auch läßt es sich leicht zeigen, daß bei einer Temperaturerhöhung die Zahl der Kontraktionswellen zunimmt, bei einer Temperaturerniedrigung abnimmt. Während aber durch eine Temperaturerhöhung gleichzeitig auch die Beweglichkeit der Tiere gesteigert wird und hierdurch die Beobachtung stark erschwert wird, läßt sich die Wirkung einer Temperaturerniedrigung ohne Schwierigkeit nachweisen, wie fol-

gende Tabelle zeigt. Der Versuch wurde in der Weise ausgeführt, daß das Gefäß mit den Würmern in ein zweites, größeres, Eiswasser enthaltendes Gefäß hineingestellt wurde; eine Schädigung der Versuchsobjekte fand nicht statt.

Tabelle 2.

Datum	Wassertemperatur in ° C	Beobachtungsdauer	Anzahl der Kontraktionswellen
15. III. 1928	+15	9^{30}— 9^{33} h	15
15. III. 1928	+12	10^{05}—10^{08} h	9
15. III. 1028	+ 9	10^{50}—10^{53} h	4
15. III. 1928	+ 5	11^{30}—11^{33} h	2

Wie aus der Tabelle 2 zu ersehen ist, nimmt die Anzahl der am Hinterende auftretenden circulatorischen Wellen bei sinkender Temperatur erheblich ab, was mit der allgemeinen Herabsetzung der Stoffwechselvorgänge im Zusammenhang stehen dürfte.

4. Versuche über den Ausgangspunkt und den Verlauf der Wellen.

Die circulatorischen Wellen, die über den Hautmuskelschlauch der Capitelliden fortlaufen, lassen sich bis zu einem gewissen Grade mit den Kontraktionswellen vergleichen, die über das Rückengefäß der Anneliden von hinten nach vorn fortlaufen. Bei *Lumbricus* (Stübel 1909) und *Lumbriculus* (v. Haffner 1928) liegt der Ausgangspunkt der Kontraktionswellen unter normalen Bedingungen am Hinterende des Dorsalgefäßes. Er ändert seine Lage nach Resektionen. Wird der Wurm hinter einem bestimmten Segment zerschnitten, so bildet das Rückengefäß dieses Segments den Ausgangspunkt für die Kontraktionswellen. Es ist gleichgültig, an welcher Körperstelle der Anneliden die Resektion vorgenommen wird; der Ausgangspunkt der Wellen liegt stets am Hinterende des betreffenden Stuckes. Alle segmentalen Abschnitte des Rückengefäßes, auch die vordersten, besitzen die Fähigkeit zur Automatie.

Bei *Dasybranchus* gehen die Wellen unter normalen Bedingungen vom Hinterende des Körpers aus. Es fragt sich nun, ob sie unter veränderten Bedingungen auch von anderen Körperstellen ausgehen können, ob auch andere Regionen des Hautmuskelschlauches die Fähigkeit zur Automatie besitzen.

Diese Frage mußte experimentell geklärt werden. Resektionen wie bei *Lumbricus* und *Lumbriculus* lassen sich bei *Dasybranchus* nicht durchführen. Durchschneidet man den Körper an einer beliebigen

Stelle, so schließen sich die Wundränder nicht, wie bei den untersuchten Oligochäten. Die Hämolymphe tritt aus, so daß das Tier nach kurzer Zeit wie ein leerer Sack zusammensinkt.

Eine andere einfache Methode brachte aber doch den gewünschten Aufschluß. Wird *Dasybranchus* an einer bestimmten Körperstelle mit einem Bindfaden soweit eingeschnürt, daß die Cölomräume der beiden Körperabschnitte nicht mehr miteinander in Verbindung stehen, so läßt es sich erkennen, daß nunmehr zwei Ausgangspunkte für die circulatorischen Wellen vorhanden sind. Der eine Ausgangspunkt liegt am Hinterende des nunmehr hinteren Teilstückes, der andere am Hinterende des vorderen Teilstückes, dicht vor der eingeschnürten Stelle. Die Frequenz der circulatorischen Wellen bleibt in den beiden Teilstücken dieselbe, wie sie vorher bei dem normalen Tier festzustellen war. Betrug beispielsweise die Zahl der von hinten nach vorn über den Hautmuskelschlauch fortlaufenden Wellen beim normalen Tier fünf pro Minute, so gehen auch vom Hinterende der beiden durch die Einschnürung vollkommen getrennten Teilstücke jeweils fünf Kontraktionswellen aus. Da sich die Einschnürung mit dem gleichen Erfolg an jeder beliebigen Körperstelle (mit Ausnahme der vordersten Segmente) ausführen läßt, können wir sagen, daß im allgemeinen jeder segmentale Abschnitt des Hautmuskelschlauchs die Fähigkeit zur Automatie besitzt.

Interessant sind die Erscheinungen, die sich beobachten ließen, wenn ein kleines Stück des Körpers durch eine vordere und hintere Einschnürung vom Körper isoliert wurde (Abb. 9). Zunächst konnte eine Anschwellung des Hinterendes am abgeschnürten Teilstück beobachtet werden (Abb. 9a), wobei dieses Hinterende durch Ansammlung von Hämolymphe dunkelrot erschien. Hierauf war das Einsetzen einer Kontraktionswelle am Hinterende festzustellen, durch die die gestaute Hämolymphe nach vorn gepreßt wurde (Abb. 9b und c), und schließlich erschien das Vorderende stark angeschwollen (Abb. 9c). Nun könnte nach den Angaben von Eisig (1887) erwartet werden, daß das Blut durch eine vom Vorderende ausgehende Welle zurück nach hinten befördert würde. Das ist aber interessanterweise durchaus nicht der Fall. Abb. 9d zeigt, daß die Blutansammlung am Vorderende allmählich verschwindet, daß die Segmente ihre normale durchschnittliche Füllung erhalten, daß aber vom Vorderende keinerlei Kontraktionswelle ausgeht, die sich irgendwie mit der von hinten nach vorn fortschreitenden vergleichen ließe. Schließlich schwillt das Hinterende wieder an (Abb. 9e), ohne daß äußerlich zu erkennen wäre, in welcher Weise das Blut zurückströmt.

Der Versuch zeigt klar, daß die circulatorischen Kontraktionswellen bei *Dasybranchus* nur in einer Richtung, von hinten nach vorn, fortlaufen, die Hämolymphe aber trotzdem auch in umgekehrter Richtung strömen kann.

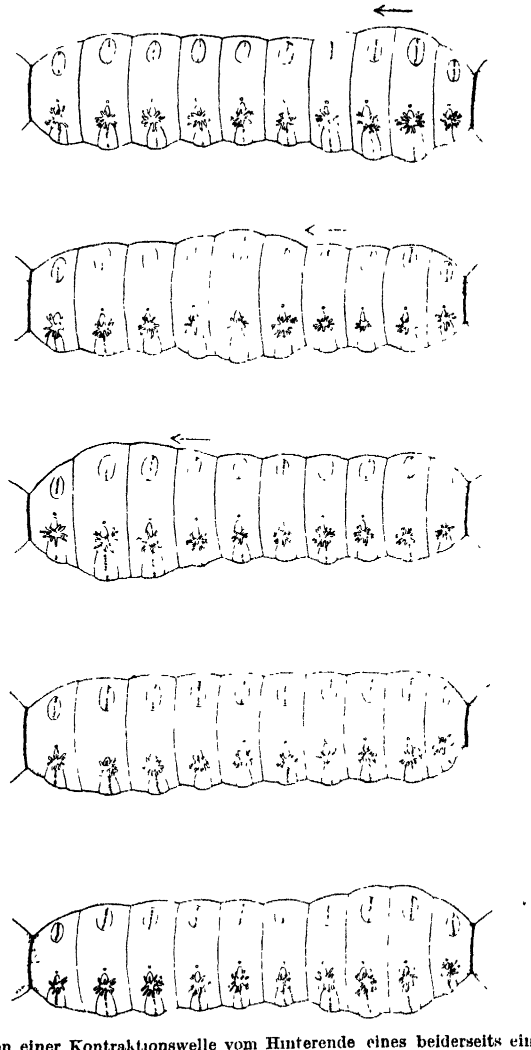


Abb. 9. Fortschreiten einer Kontraktionswelle vom Hinterende eines beiderseits eingeschnürten Teilstückes aus der Abdomenmitte von *Dasybranchus caducus*. (Schematisch, nähere Erklärung im Text.)

Welche Mittel und Wege dem Organismus hierfür zur Verfügung stehen, soll im folgenden Abschnitt mitgeteilt werden.

5. Richtung der Blutströmung innerhalb eines Segments und Gesamtkreislauf.

Um die Richtung der Blutströmung bei *Dasybranchus* festzustellen, ist es am besten, von Beobachtungen auszugehen, die sich ohne weiteres am lebenden Tier machen lassen. Bei der Betrachtung eines *Dasybranchus* von der Ventralseite (Abb. 10) läßt sich feststellen, daß die Hämolymphe während des Fortschreitens einer Kontraktionswelle in der mittleren Region von hinten nach vorn (Richtung des Pfeils), zu beiden Seiten aber, in der Region der neuralen Parapodien (*nPd*) und besonders der Kiemen (*K*) von vorn nach hinten strömt (Pfeile!). Da bekanntlich (vgl. Abb. 2) ventral in der Mitte des Körpers die Bauchstrangkammer (*Bk*) liegt, seitlich die Kiemen-Nierenkammern (*KNk*), so strömt das Blut in der Bauchstrangkammer im allgemeinen von hinten nach vorn, in den Kiemen-Nierenkammern von vorn nach hinten.

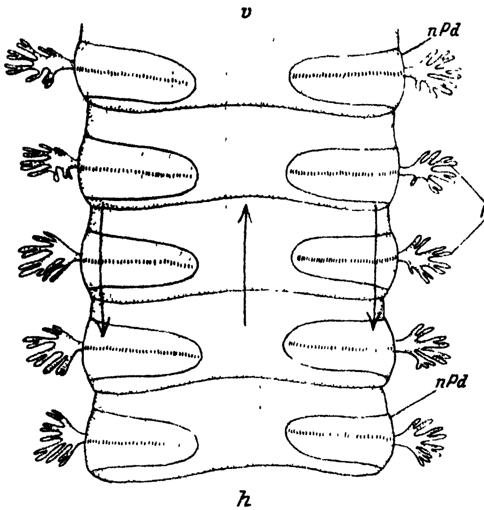


Abb 10. Segmente der Abdomenmitte von der Ventralseite von *Dasybranchus caducus* Stromungsrichtung der Hamolymphe durch Pfeile angedeutet. *nPd* neurales Parapodium; *K* Kieme; *v* vorn; *h* hinten.

Weitere interessante und ganz neue Beobachtungen lassen sich machen, wenn man das Fortschreiten einer Kontraktionswelle bei einem auf der Seite liegenden Tier verfolgt (Abb. 11). Wir nehmen an, eine Kontraktionswelle wäre von hinten nach vorn bis zum Punkte x fortgeschritten. Hierdurch wird das betreffende Segment tief eingeschnürt, während die weiter vorn liegenden Segmente stark angeschwollen erscheinen, da durch die Kontraktionswelle Hämolymphe in sie hineingepreßt wird. Nicht nur der Hautmuskelschlauch, sondern auch die Parapodien (*hPd*, *nPd*), die Parapodkiemen (*Pdk*) und die Kiemen (*K*) sind in diesen Segmenten (1, 2) prall mit Hämolymphe gefüllt.

Von besonderer Wichtigkeit ist nun folgende Beobachtung. Das Segment (3), über welches die Kontraktionswelle fortläuft, das daher am stärksten eingeschnürt ist, zeigt prall gefüllte Parapodien, Parapod-

kiemen, und auch die Kiemen selbst sind blutgefüllt. Die Kontraktion dieser Organe erfolgt demnach nicht gleichzeitig mit der Kontraktion und Entleerung des Hautmuskelschlauchs, sondern erst im Anschluß an letztere. Diese Tatsache ist für die Beurteilung des Kreislaufs von *Dasybranchus* von größter Wichtigkeit und liefert den Schlüssel für manche sonst unverständliche Vorgänge, worauf noch an anderer Stelle hingewiesen werden muß.

Ist die Kontraktionswelle ganz über das in Frage kommende Segment fortgelaufen, und beginnt der Hautmuskelschlauch dieses Segments sich auszudehnen, so lassen sich Vorgänge beobachten, die Segment 4 auf Abb. 11 zeigt. Erst jetzt findet eine plötzliche Kontraktion der hä-

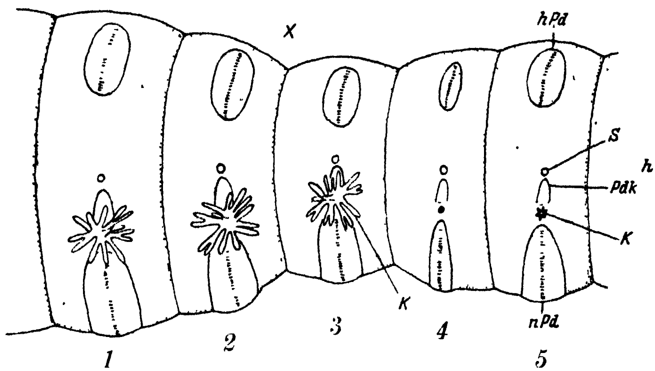


Abb. 11. Fortschreiten einer Kontraktionswelle über einige Segmente der Körpermitte von *Dasybranchus caducus*. *hPd* hämales Parapodium; *nPd* neurales Parapodium; *K* Kieme; *Pdk* Parapodkieme; *S* Seitenorgan; *x* Lage der Kontraktionswelle; *1–5* Reihenfolge der Segmente; *v* vorn; *h* hinten.

malen und neuralen Parapodien (*hPd, nPd*) sowie der Parapodkiemen (*Pdk*) statt, wodurch diese blutgefüllte Hohlräume enthaltenden Organe entleert werden. Gleichzeitig werden die verzweigten Kiemen ruckartig kontrahiert und handschuhfingerartig ins Körperinnere zurückgezogen, wodurch sie äußerlich nicht mehr zu erkennen sind.

Die vorliegende Beobachtung, daß die Kontraktion der Parapodien, Parapodkiemen und Kiemen von *Dasybranchus* nicht gleichzeitig, sondern erst im Anschluß an die Kontraktion des Hautmuskelschlauchs erfolgt, ist deshalb von besonderem Interesse, weil sie zeigt, daß die Blutbewegung bei *Dasybranchus* nicht nur durch peristaltische Bewegung erfolgt, sondern auch auf der Tätigkeit lokalisierter Motoren beruht. Als solche Motoren sind die Parapodien, Parapodkiemen und Kiemen neben ihren sonstigen bekannten Funktionen zu betrachten.

Durch die Anwesenheit solcher lokalisierter Motoren wird die Tatsache verständlich, daß bei *Dasybranchus* trotz des Mangels eigentlicher Blutgefäße eine nach entgegengesetzten Seiten gehende Strömung möglich ist. Die Blutbewegung beruht eben hier nicht ausschließlich auf der Peristaltik des Hautmuskelschlauchs, wie bisher (Eisig 1887) angenommen wurde.

Die mitgeteilten Beobachtungen tragen dazu bei, Klarheit über die Richtung der Blutströmung innerhalb eines Segments zu gewinnen. Es sei nochmals daran erinnert, daß wir bei *Dasybranchus* zwischen kontinuierlichen und segmentalen Cölomräumen zu unterscheiden haben. Die Bauchstrangkammer (*Bk*, Abb. 12) und die Kiemen-Nierenkammer (*KNk*) erstrecken sich wie Gefäße durch den ganzen Körper, während die Darmkammern (*Dk*) streng segmentale Hohlräume darstellen, die durch Dissepimente gegeneinander abgegrenzt sind. Die Darmkammern stehen durch feine Öffnungen einerseits mit der Bauchstrangkammer, andererseits mit den Kiemen-Nierenkammern in Verbindung (vgl. Abschnitt über den Bau des Cöloms).

Während des Fortschreitens einer Kontraktionswelle von hinten nach vorn erfolgt die Blutbewegung in einer Weise, die durch Abb. 12 veranschaulicht wird. Es ist hierbei zu beachten, daß Abb. 12a, b und c Querschnitten durch die Mitte der auf Abb. 11 dargestellten Segmente 2, 3 und 4 entsprechen. Das am Hinterende des Wurms angesammelte Blut strömt durch die Bauchstrangkammer nach vorn. Deutlich beobachten läßt sich dieser Vorgang beim lebenden Tier zwar nicht, da aber nur die Bauchstrangkammer und die Kiemen-Nierenkammern sich kontinuierlich durch den Körper erstrecken und das Blut in den Kiemen-Nierenkammern von vorn nach hinten strömt, ist mit Sicherheit zu schließen, daß das Blut in der Bauchstrangkammer in umgekehrter Richtung von hinten nach vorn strömt. Durch die von hinten nach vorn fortschreitende Kontraktionswelle füllen sich die jeweils vor der Kontraktionswelle liegenden Segmente mit Hämolymphe, wodurch sie stark anschwellen (vgl. Segment 2, Abb. 11). Abb. 12a zeigt nun, in welcher Weise die übrigen Cölomräume von der Bauchstrangkammer aus gefüllt werden. Die Hämolymphe strömt aus der Bauchstrangkammer (*Bk*) zunächst in die Kiemen-Nierenkammern (*KNk*), von hier aus durch die Öffnungen der Nierenplatten in die Darmkammer (*Dk*) (Richtung der Pfeile!)[1].

[1] Die Bauchstrangkammer steht allerdings auch durch Öffnungen mit der Darmkammer in Verbindung (vgl. Abb. 5); daß aber die Hämolymphe auf diesem Wege in die Darmkammern gelangen könnte, ist nach Lage und Anordnung der Öffnungen ausgeschlossen.

Durch das Fortschreiten der Kontraktionswellen wird der Hautmuskelschlauch des vorher blutgefüllten und angeschwollenen Segments kontrahiert (vgl. Segment 3, Abb. 11) und sein Blutinhalt in andere Körperteile gepreßt (Abb. 12b). Während das Blut aus den Kiemen-Nierenkammern (*KNk*) nach hinten strömt, was sich leicht beobachten läßt, gelangt es aus der Darmkammer (*Dk*) in die Bauchstrangkammer (*Bk*, Abb. 12b, Richtung der Pfeile!) und strömt in der letzteren von hinten nach vorn. Während der Kontraktion des Hautmuskelschlauchs bleiben die Parapodien (*hPd*, *nPd*), Parapodkiemen (*Pdk*) und Kiemen (*K*) erweitert und blutgefüllt, worauf schon an anderer Stelle hingewiesen wurde.

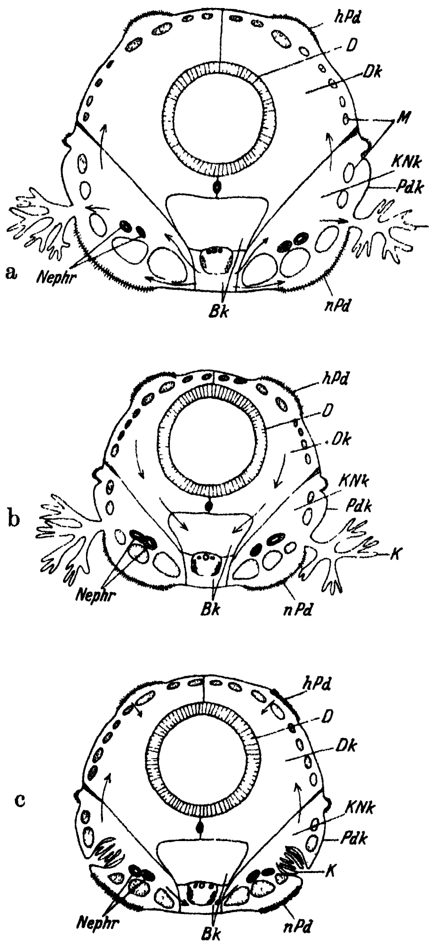


Abb. 12. Strömungsrichtung der Hämolymphe innerhalb eines Segmentes von *Dasybranchus caducus* (a entspricht einem Querschnitt durch Segment 2 der Abb. 11, b einem Querschnitt durch Segment 3, c einem Querschnitt durch Segment 4). *hPd* hämales Parapodium; *nPd* neurales Parapodium; *Dk* Darmkammer; *KNk* Kiemen-Nierenkammer; *Bk* Bauchstrangkammer; *K* Kieme; *Pdk* Parapodkieme; *D* Darm; *Nephr* Nephridium; *M* Längsmuskeln.

Die Parapodien und Atmungsorgane kontrahieren sich erst dann, wenn die Kontraktionswelle weiter fortgeschritten ist und der Hautmuskelschlauch des betreffenden Segments beginnt, sich auszudehnen (vgl. Segment 4, Abb. 11). Durch eine plötzlich einsetzende Kontraktion und Umstülpung der Kiemen (*K*, Abb. 12c) sowie eine gleich zeitige Kontraktion der neuralen Parapodien (*nPd*) und Parapodkiemen (*Pdk*) strömt das Blut in die Kiemen-Nierenkammern und von hier aus in die Darmkammern. Durch gleichzeitige Kontraktion der hämalen Parapodien (*hPd*) wird deren Inhalt

unmittelbar in die Darmkammern entleert. So füllen sich die durch die Kontraktionswelle entleerten Darmkammern und Kiemen-Nierenkammern mit frischer Hämolymphe, und ebenso strömt frische Hämolymphe in den unteren Abschnitt der Bauchstrangkammer.

Nunmehr ist es möglich, anzugeben, wie sich der Gesamtkreislauf in den cölomatischen Hohlraumsystemen von *Dasybranchus* vollzieht. In der Bauchstrangkammer, die in der Art eines Gefäßes durch den ganzen Wurmkörper verläuft, strömt das Blut von hinten nach vorn. In den paarigen Kiemen-Nierenkammern, die sich gleichfalls durch den ganzen Körper erstrecken, strömt das Blut jeweils hinter der Kontraktionswelle von vorn nach hinten. Ermöglicht wird dieser Vorgang durch die Funktion lokalisierter Motoren, der Kiemen, Parapodien und Parapodkiemen. Durch die von hinten nach vorn fortschreitende Kontraktionswelle wird eine Erneuerung der Hämolymphe ermöglicht, die sich in den segmental gegeneinander abgeschlossenen Darmkammern befindet. Hierbei gelangt das mit Nährstoffen und Kohlensäure beladene Blut in die Bauchstrangkammer, während frische sauerstoffreiche Hämolymphe aus den Kiemenkammern zuströmt (vgl. Abb. 12).

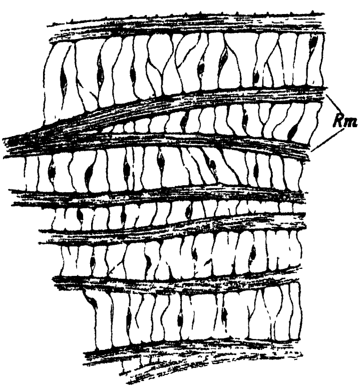


Abb. 13. Wandung der Bauchstrangkammer von *Dasybranchus caducus* in der Aufsicht. *Rm* Ringmuskelfasern.

Wenn somit der Gesamtkreislauf von *Dasybranchus* in den wesentlichsten Zügen geklärt ist, so bleibt doch die Frage zu erörtern, ob nicht gewisse Cölomräume, vor allem die Bauchstrangkammer, die Funktion eines »contractilen« Gefäßes haben. Diese Frage ließ sich leider nicht durch Beobachtungen und Experimente klären, doch führte eine Untersuchung der Wandung der Bauchstrangkammer zu Feststellungen, die nicht ohne Interesse sind. Abb. 13 zeigt einen Flächenschnitt durch die Wand der Bauchstrangkammer bei starker Vergrößerung. Es ist zu erkennen, daß in der Wand dieses Cölomraums kräftige, zum Teil miteinander anastomosierende Ringmuskeln (*Rm*) verlaufen. Zwischen den Ringmuskeln verlaufen in der Längsrichtung des Bauchmarkstrangs Fasern, die ich für Bindegewebsfibrillen halte, da sie sich bei Mallory- und Azanfärbung blau tingieren. Den Bindegewebsfibrillen liegen Kerne an, die gemeinsam mit den ersteren in einer äußerst zarten Mem-

bran zu liegen scheinen. Von Wichtigkeit ist hier die Tatsache, daß in der Wand der Bauchstrangkammer kräftige Muskeln ringförmig verlaufen. Durch frühere Untersuchungen (v. HAFFNER 1928) konnte nachgewiesen werden, daß bei *Lumbriculus* nur über solche Gefäße Kontraktionswellen fortlaufen, die eine kräftige Ringmuskulatur haben, daß also nur solche Gefäße imstande sind, peristaltische Wellen zu erzeugen. Da nun auch die Bauchstrangkammer von *Dasybranchus* kräftige Ringmuskeln besitzt, ist es möglich, daß dieser Cölomraum wie ein »contractiles« Gefäß der Anneliden funktioniert, und daß auch über die Bauchstrangkammer Kontraktionswellen fortlaufen. Sollte dieses der Fall sein —, was sich bis jetzt beim lebenden Tier leider noch nicht feststellen ließ —, so könnten wir sagen, daß die motorische Funktion des Rückengefäßes anderer Anneliden bei *Dasybranchus* von einem ventralen Cölomraum erfüllt würde. Jedenfalls muß nach dem Bau der Bauchstrangkammer damit gerechnet werden, daß dieser Cölomraum ein »contractiles« Gefäß substituiert.

Im großen Ganzen ergibt sich für *Dasybranchus* trotz fehlender Gefäße das Bild einer ziemlich geregelten Blutcirculation, wenn auch von einer vollkommenen Trennung arterieller und venöser Bahnen nicht die Rede sein kann, worin ich EISIG zustimmen muß. Auch muß zugegeben werden, daß Blutstauungen in gewissen Körperteilen viel leichter stattfinden können, als es bei dem geschlossenen Gefäßsystem anderer Anneliden der Fall ist. Immerhin ist die Möglichkeit einer mehr oder weniger geregelten Blutcirculation bei *Dasybranchus* interessant und überraschend.

6. Die mutmaßliche Bedeutung der Blutbewegung.

Da bei *Dasybranchus* die durchmischenden Locomotionsbewegungen des Körpers nicht ausreichen, sind besondere Mittel zur Bewegung der Hämolymphe vorhanden. Als solche Mittel hatten wir die am Hinterende auftretenden circulatorischen Wellen und die Tätigkeit besonderer Motoren (Kiemen, Parapodkiemen, Parapodien) kennen gelernt.

Es fragt sich, welche Bedeutung die regelmäßige Blutbewegung für den Organismus haben könnte. Bekanntlich wird durch das Mittel der Blutbewegung eine Reihe von Aufgaben erfüllt, unter denen die wichtigsten folgende sein dürften (vgl. BETHE 1926):

1. Transport der Atemgase von und zu den respiratorischen Oberflächen,

2. Transport der Nahrungsstoffe von den resorbierenden Oberflächen zu den Verbrauchsstellen und den Depots,

3. Transport der Stoffwechselprodukte von den Bildungsorten zu den excretorischen Organen.

Zu Punkt 1 ist zu bemerken, daß respiratorische Oberflächen über den ganzen Körper von *Dasybranchus* verbreitet sind. Kiemen finden sich bei *Dasybranchus* zwar nur am Abdomen, es kann aber kein Zweifel darüber bestehen, daß eine Sauerstoffaufnahme auch an anderen Körperstellen in ausgiebigem Maße möglich ist. Ganz besonders gilt das für die Parapodien. Abb. 14 zeigt einen Querschnitt durch ein hämales Parapodium. Der Hohlraum der Darmkammer (*Dk*) setzt sich bis in

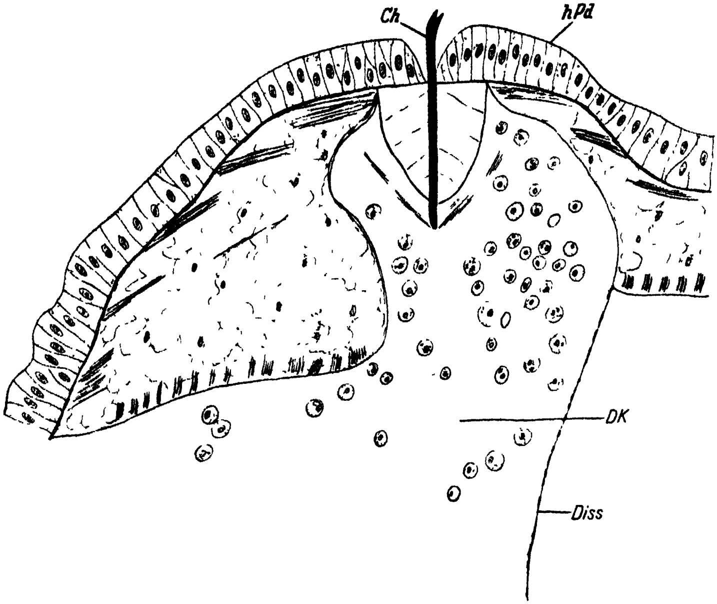


Abb. 14. Schnitt durch ein hämales Parapodium von *Dasybranchus caducus*. *hPd* hämales Parapodium; *Dk* Darmkammer; *Diss* Dissepiment; *Ch* Borste.

das wulstförmige Parapodium (*hPd*) hinein fort, so daß die Hämolymphe hier bis an die Haut herantreten kann. Es kann auf Grund dieser Tatsache wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Parapodien neben ihren sonstigen Funktionen auch der Hautatmung dienen. Ferner konnte schon Eisig (1887) feststellen, daß die Haut auch an anderen Stellen, besonders am Rücken und am Rüssel, stark verdünnt ist, daß also auch hier eine Sauerstoffaufnahme möglich ist. Nach den Untersuchungen von Eisig ist es ferner sehr wahrscheinlich, daß ein Gasaustausch auch an ganz anderen Stellen, und zwar vom Nebendarm aus, erfolgen kann.

Nach EISIG wird durch den unterhalb des Hauptdarms gelegenen Nebendarm Seewasser aufgenommen, so daß die den Darm umspülende Hämolymphe vom Nebendarm aus mit Sauerstoff versehen werden kann. Wesentlich unterstützt wird diese Anschauung durch meine Beobachtung, daß bei *Dasybranchus* tatsächlich rhythmisch Wasser durch den After aufgenommen wird, das augenscheinlich durch eine Flimmerrinne des Hauptdarms in den Nebendarm gelangt. Neben einer Hautatmung dürfte bei den Capitelliden auch eine Darmatmung stattfinden, die übrigens auch bei anderen Anneliden keine Seltenheit ist.

Von besonderer Wichtigkeit für uns ist die Tatsache, daß die respiratorischen Oberflächen über den ganzen Körper ausgebreitet sind. Die Verteilung dieser Oberflächen führt uns zu der Annahme, daß auch die Atemgase überall leicht an die Gewebe und Organe herantreten können, und daß daher der Transport der Atemgase durch die Blutbewegung, wenn auch sicher nicht ganz entbehrlich, so doch von verhältnismäßig geringer Bedeutung für den Organismus sein dürfte.

Tritt demnach der Transport der Atemgase in seiner Bedeutung zurück, so können wir mit ziemlicher Sicherheit sagen, daß eine der wichtigsten Aufgaben der Blutbewegung bei *Dasybranchus* im Transport der Nahrungsstoffe besteht.

Die Resorption der Nährstoffe findet bei *Dasybranchus* bekanntlich (EISIG 1887) im abdominalen Darm oder »Magendarm« statt. Dieser Abschnitt des Darmkanals erstreckt sich durch den ganzen Körper mit Ausnahme der vordersten 14 Segmente. Die resorbierten Nährstoffe werden nun von der Hämolymphe aufgenommen, die in den Darmkammern (*Dk*, Abb. 2, Abb. 12) enthalten ist. Sie wird, wie wiederholt hervorgehoben wurde, durch die von hinten nach vorn über den Hautmuskelschlauch fortlaufenden Kontraktionswellen in überaus regelmäßiger, rhythmischer Weise durch Pressung aus den Darmkammern entfernt (vgl. Abb. 12b); nachher wird sie durch das Zuströmen frischer sauerstoffreicher Hämolymphe in die Darmkammern ersetzt (vgl. Abb. 12c). Die mit Nährstoffen beladene Hämolymphe gelangt aus den segmental gegeneinander abgeschlossenen Darmkammern in die Bauchstrangkammer (*Bk*, Abb. 12), die sich gefäßartig durch den Körper erstreckt. Hier strömt sie nach vorn bis in den Kopf und Thorax, in denen kein resorbierender Darmabschnitt enthalten ist; so werden auch diese Körperabschnitte mit Nährstoffen versorgt. Durch die circulatorischen Wellen des Hautmuskelschlauchs wird also in erster Linie eine regelmäßige Entleerung der in den Darmkammern eingeschlossenen, mit Nährstoffen beladenen

Hämolymphe bewirkt. Die beschriebenen Vorgänge zeigen auf das Deutlichste, daß die circulatorischen Wellen von größter Bedeutung für den Transport der Nahrungsstoffe sind. Ohne die über den Hautmuskelschlauch verlaufenden motorisch-circulatorischen Wellen wäre ein regelmäßiger Abtransport der Hämolymphe in der Tat nicht denkbar. Wenn also bei *Dasybranchus* sämtliche Körperabschnitte regelmäßig mit Nährstoffen versorgt werden, so geschieht es durch das Mittel der Blutbewegung.

Von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß das mit Nährstoffen beladene Blut zuerst in die Bauchstrangkammer (*Bk*, vgl. Abb. 2) gelangt, weil hier die Genitalplatten (*Gpl*) liegen. Es ist also bei *Dasybranchus* dafür gesorgt, daß in erster Linie die Keimdrüsen mit Nährstoffen versorgt werden.

Daß bei *Dasybranchus* auch ein Transport der Stoffwechselprodukte zu den excretorischen Organen erfolgt, ist wohl kaum zu bezweifeln, über die Bedeutung dieses Transports läßt sich aber vorläufig nichts Sicheres sagen.

III. Blutbewegung und Frequenz der circulatorischen Wellen bei anderen Capitelliden.

Außer *Dasybranchus* wurden noch einige andere Capitelliden in Neapel in Hinblick auf ihre Blutbewegung untersucht, und zwar *Notomastus lineatus*, *Mastobranchus Tinchesii* und *Capitella capitata*. Die Organisation dieser Arten ist im allgemeinen der von *Dasybranchus* ähnlich, wenn auch manche Abweichungen hinsichtlich des Ausbildungsgrades und der Lage einiger Organe, vor allem der Kiemen, festzustellen sind. Das Cölom, das hier besonders interessiert, ist bei diesen Arten in ähnlicher Weise ausgebildet. Eine etwas abweichende Stellung nimmt *Capitella capitata* ein, bei der die Dissepimente jederseits an der Basis der Nierenkammern von sphincterartigen Öffnungen durchbohrt sind. Überhaupt nimmt diese Art durch das Fehlen specifischer Respirationsorgane und der Parapodkiemenhöhle eine Sonderstellung ein.

Die im allgemeinen übereinstimmende Organisation der Tiere ließ vermuten, daß auch die Blutbewegung in ähnlicher Weise erfolgen würde, was sich auch als richtig erwies. Ich kann mich daher kurz fassen.

Bei allen untersuchten Arten gehen vom Hinterende in regelmäßiger Weise Kontraktionswellen aus, die über den Hautmuskelschlauch fortlaufen. Nur ist die Frequenz dieser Wellen bei derselben Temperatur bei den einzelnen Arten eine verschiedene und natürlich auch eine andere als bei *Dasybranchus*.

Die Tabellen 3 bis 5 geben eine Übersicht über die Frequenz der Kontraktionswellen bei den verschiedenen Arten. Als Beobachtungsdauer wurde in allen Fällen aus praktischen Gründen ein Zeitraum von je 3 Minuten gewählt.

Tabelle 3. *Notomastus lineatus.*

Datum	Wassertemperatur in °C	Beobachtungsdauer	Anzahl der Kontraktionswellen
12. III. 1928	+16	9^{02}— 9^{05} h	30
12. III. 1928	+16	9^{30}— 9^{33} h	31
13. III. 1928	+16	9^{05}— 9^{08} h	27
13. III. 1928	+16	11^{03}—11^{06} h	28
15. III. 1928	+16,2	9^{15}— 9^{18} h	32
15. III. 1928	+16,2	10^{30}—10^{33} h	26(?)

Tabelle 4. *Mastobranchus Trinchesii.*

Datum	Wassertemperatur in °C	Beobachtungsdauer	Anzahl der Kontraktionswellen
12. III. 1928	+16	9^{05}— 9^{08} h	46
12. III. 1928	+16	11^{02}—11^{05} h	45
14. III. 1928	+16	10^{10}—10^{13} h	40
14. III. 1928	+16	10^{50}—10^{53} h	49
2. IV. 1928	+17,5	10^{02}—10^{05} h	50
2. IV. 1928	+17,5	10^{40}—10^{44} h	53

Tabelle 5. *Capitella capitata.*

Datum	Wassertemperatur in °C	Beobachtungsdauer	Anzahl der Kontraktionswellen
10. III. 1928	+15,9	9^{01}— 9^{04} h	40
10. III. 1928	+15,9	11^{05}—11^{08} h	42
13. III. 1928	+16	8^{50}— 8^{53} h	46
13. III. 1928	+16	9^{30}— 9^{33} h	47
13. III. 1928	+16	12^{05}—12^{08} h	47
14. III. 1928	+16	8^{50}— 8^{53} h	47

Wie bei *Dasybranchus* beruht die Blutbewegung bei den anderen untersuchten Arten nicht nur auf der Peristaltik des Hautmuskelschlauches, sondern auch auf der Tätigkeit lokalisierter Motoren. Während aber bei *Dasybranchus* als solche Motoren in erster Linie die zurückziehbaren Kiemen in Frage kommen, treten diese bei den anderen Arten schon deshalb in ihrer Bedeutung zurück, weil sie schwächer ausgebildet sind; bei *Capitella* fehlen sie sogar ganz. Bei diesen Arten sind

als Motoren vor allem die Parapodien zu betrachten, die auch bei *Dasybranchus* an der Blutbewegung beteiligt sind. In der Tat läßt sich bei allen untersuchten Arten eine rhythmische Entleerung und Füllung der in den Parapodien enthaltenen Cölomräume feststellen, die jeweils im Anschluß an eine von hinten nach vorn über den Hautmuskelschlauch fortlaufende Kontraktionswelle erfolgt. Die Funktion der Parapodien und Kiemen im Dienste der Blutbewegung spricht für enge funktionelle Beziehungen dieser Organe, während die Untersuchungen von Eisig (1887) ebenso enge Lagebeziehungen zwischen ihnen aufgedeckt haben.

IV. Beziehungen zwischen Körpergröße, Durchmesser und Blutbewegung der verschiedenen Capitellidenarten.

Es ist allgemein bekannt, daß die Pulsfrequenz der Wirbeltiere eine erstaunliche Abhängigkeit von der Größe des Tieres zeigt. Aber auch bei Wirbellosen sind ähnliche Beziehungen festgestellt worden (vgl. v. Buddenbrock 1928). Auch hier haben kleine Tiere der gleichen oder verwandten Art stets eine höhere Frequenz als größere.

Für die Aufdeckung derartiger Beziehungen sind die von mir untersuchten Capitelliden zweifellos besonders geeignet. Handelt es sich doch um durchaus ähnlich organisierte Vertreter einer Familie, die sich hauptsächlich durch ihre verschiedene Körpergröße voneinander unterscheiden. Bei den Capitelliden erfolgt die Blutbewegung durch Kontraktionswellen, die vom Hinterende ausgehen und über den Hautmuskelschlauch fortlaufen. Es fragt sich nun, ob Beziehungen zwischen der Frequenz dieser Wellen und der Größe der betreffenden Art festzustellen sind.

Die Ergebnisse meiner Beobachtungen sind in Tabelle 6 niedergelegt, wobei für die Körperlänge, den Durchmesser des Hautmuskelschlauchs und die Frequenz der Kontraktionswellen Mittelwerte angegeben sind, die aus zahlreichen Zählungen gewonnen worden sind.

Tabelle 6.

Art	Körperlänge in cm	Durchmesser in mm	Anzahl der vom Hinterende ausgehenden Kontraktionswellen in je 3 Minuten
Dasybranchus caducus . .	20—40	10	16
Notomastus lineatus	12—15	3	30
Mastobranchus Trinchesii .	10—12	2	45
Capitella capitata	7	2	45

Die Frequenz der Kontraktionswellen ist in allen Fällen bei einer Temperatur von + 16° C festgestellt worden. Auch hier wurde als Beobachtungsdauer ein Zeitraum von 3 Minuten gewählt.

Auf den ersten Blick scheint die Zahl der Kontraktionswellen von der Körperlänge abzuhängen. So hat *Dasybranchus* als die längste Form die geringste Anzahl von Kontraktionswellen, bei dem kürzeren *Notomastus* ist die Zahl der Kontraktionswellen erheblicher, und am größten ist sie bei *Mastobranchus* und *Capitella.* Ein genauer Vergleich der Daten zeigt aber, daß die Zahl der Kontraktionswellen in weit höherem Maße von dem Durchmesser des Hautmuskelschlauchs als von der Körperlänge abhängig ist. Vergleichen wir *Mastobranchus* und *Capitella*, so zeigt es sich, daß zwischen ihnen eine Differenz in der Körperlänge besteht (10—12 und 7 cm), daß sie aber denselben Durchmesser haben. Dementsprechend ist auch die Zahl der Kontraktionswellen trotz abweichender Körperlänge bei beiden Arten auffallenderweise dieselbe.

Es besteht also bei den Capitelliden eine Abhängigkeit zwischen dem Durchmesser des Hautmuskelschlauchs und der Anzahl der Kontraktionswellen derart, daß die Zahl der Kontraktionswellen um so größer ist, je geringer der Durchmesser des Wurmes ist, und umgekehrt. Man darf wohl annehmen, daß nicht nur die Intensität der Blutbewegung, sondern auch die Lebhaftigkeit des Stoffwechsels bei den kleineren Vertretern der Capitelliden am größten ist, was auch mit den sonstigen Erfahrungen an Wirbellosen und Wirbeltieren im Einklang stehen würde.

Endlich ist die Abhängigkeit der Frequenz von den Größenverhältnissen des Körpers ein weiterer Beweis dafür, daß die vom Hinterende der Capitelliden ausgehenden Kontraktionswellen circulatorische Funktion haben und nichts mit locomotorischen Wellen zu tun haben.

Schlußbetrachtung.

Eisig konnte die wichtige Feststellung machen, daß das Gefäßsystem schon bei den Embryonen der Capitelliden völlig schwindet. Dieser Gefäßschwund zieht augenscheinlich zahlreiche Folgen nach sich. Zunächst wird die scharfe Trennung von Blut und Leibeshöhlenflüssigkeit, die mit geringen Ausnahmen für die Anneliden charakteristisch ist, aufgehoben; die Cölomräume sind von Hämolymphe erfüllt, die die Elemente des Blutes und der Leibeshöhlenflüssigkeit in sich vereinigt. Die weitgehende Kammerung des Coeloms steht sicher mit dem Gefäßschwund in ursächlichem Zusammenhang, da die Kammern des Cöloms

die Gefäße bis zu einem gewissen Grade substituieren können. Ferner erfolgt die Blutbewegung, die sonst durch die Gefäßwandungen bewirkt wird, zum großen Teil durch die Kontraktionen des Hautmuskelschlauchs, d. h. durch die circulatorisch-motorischen Wellen. Wir können also mit ziemlicher Sicherheit sagen, daß das Verschwinden des Blutgefäßsystems den Organismus in weitgehendstem Maße sowohl morphologisch als auch physiologisch verändert hat.

Hingegen tappen wir völlig im Dunkeln, wenn wir uns die Frage vorlegen, aus welchem Grunde die Blutgefäße verschwunden sein mögen. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß trotz der hier beschriebenen einigermaßen geregelten Circulation der Hämolymphe der Transport der Atemgase, Nährstoffe und Excrete bei Tieren mit geschlossenem Blutgefäßsystem in weit »vollkommenerer« Weise erfolgt, als es bei den Capitelliden der Fall ist. Wir können nur vermuten, daß die Vereinigung von Blut und Leibeshöhlenflüssigkeit zur Hämolymphe für den Organismus der Capitelliden von solcher Bedeutung ist, daß der »Nachteil« der weniger geregelten Circulation nicht so ins Gewicht fällt.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Der komplizierte Bau des Cöloms von *Dasybranchus* wurde durch die Untersuchungen geklärt. Die einzelnen Abschnitte des Cöloms stehen durch genauer beschriebene Öffnungen miteinander in Verbindung.

2. Am Hinterende des Hautmuskelschlauchs von *Dasybranchus* treten rhythmisch Kontraktionswellen auf, die von hinten nach vorn fortlaufen und der Bewegung der Hämolymphe dienen (motorisch-circulatorische Wellen).

3. Die Frequenz der circulatorischen Wellen und ihre Abhängigkeit von der Temperatur wurde festgestellt.

4. Ausgangspunkt der Wellen ist das jeweils hintere Ende des Wurmes oder Teilstückes. Die Wellen verlaufen nur in einer Richtung; trotzdem ist eine Blutströmung in verschiedenen Richtungen möglich.

5. Die Richtung der Blutströmung innerhalb eines Segments sowie der Gesamtkreislauf konnten geklärt werden. Die Blutbewegung beruht nicht nur auf peristaltischer Bewegung des Hautmuskelschlauchs, sondern auch auf der Tätigkeit localisierter Motoren (besonders der Kiemen).

6. Ein besonderer Cölomraum, die Bauchstrangkammer, substituiert möglicherweise ein Gefäß.

7. Die Blutbewegung dient bei *Dasybranchus* in erster Linie der regelmäßigen Versorgung sämtlicher Körperteile mit Nährstoffen.

8. Die Blutbewegung erfolgt bei anderen Capitelliden in grundsätzlich ähnlicher Weise. Die Frequenz der circulatorischen Wellen wurde auch hier festgestellt.

9. Die Zahl der Kontraktionswellen verschiedener Capitellidenarten ist weniger von der Körpergröße, als vom Durchmesser des Hautmuskelschlauchs abhängig.

Schriftenverzeichnis.

Bethe, A., 1926: Vergleichende Physiologie der Blutbewegung. In: Bethe, v. Bergmann, Embden, Ellinger, Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie. Bd. 7.

Brücke, E. v., 1925: Die Bewegung der Körpersäfte. In: Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd. 1. Erste Hälfte.

Buddenbrock, W. v., 1924—1928: Grundriß der vergleichenden Physiologie. Berlin.

Eisig, H., 1887: Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. 16.

Jordan, H. J., 1929: Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere. Berlin und Leipzig.

Haffner, K. v., 1928: Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Blutgefäßsystems von Lumbriculus variegatus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 130.

Meyer, A., 1927: Über Cölombewimperung und cölomatische Kreislaufsysteme bei Wirbellosen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 129.

Stübel, H., 1909: Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegung. IV. Die Peristaltik der Blutgefäße des Regenwurms. Pflügers Archiv. Bd. 129.

Vergleichende Untersuchung der Segmentalorgane von Tomopteriden des Mittelmeeres, ein Nachweis eines Substitutionsprozesses.

Von

Dr. A. Meyer.

Mit 8 Abbildungen im Text.

Inhalt.

Einleitung.

Die vorliegende Untersuchung betrifft eine Teilfrage der Theorie der Segmentalorgane. In einer früheren Arbeit (A. MEYER 1926) wurde die phylogenetische Bedeutung der bei *Tomopteris catharina* bestehenden Verhältnisse der Segmentalorgane ausführlich erörtert (Kap. Morphologische Beurteilung) und darauf die Ansicht begründet, daß in der Tomopteridenfamilie das Segmentalorgansystem in einem Veränderungsprozeß begriffen sei; dieser phylogenetische Prozeß sollte mit dem Funktionswechsel der bewimperten Trichter (= primäre Cölomostome) in Zusammenhang stehen und dahin gerichtet sein, daß die Solenocyten immer mehr rudimentär werden (Substitutionsprozeß). Dieser Prozeß mußte dann als erwiesen gelten, wenn der rudimentäre Charakter der Solenocyten auch bei anderen Arten sich bestätigte, und wenn bei einzelnen Arten, die auch in anderen Merkmalen als abgeleiteter erkennbar sind, das erreichte Endstadium, der vollzogene Schwund der Solenocyten, nachgewiesen werden konnte. Dieses empirische Material liegt nunmehr vor und ist im folgenden zu einem meines Erachtens logisch

zwingenden Beweis für das Bestehen jenes Veränderungsprozesses verarbeitet.

Die Beobachtungen wurden gesammelt während eines für diesen Zweck von der deutschen Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften und Künste in der Tschechoslowakischen Republik (1925) unterstützten Aufenthaltes am R. Instituto centrale di Biologia Marina in Messina; dem Direktor, Prof. L. SANZO, sei hiermit für die Gewährung eines Arbeitsplatzes bestens gedankt.

Descriptiver Teil.

Die Beobachtungen erstrecken sich auf im ganzen sechs Species, wovon fünf in der Meerstraße von Messina vorkommen: *Enapteris euchaeta*, *Tomopteris Apsteini*, *Tom. anadyomene*, *Tom. planctonis* und *Tom. elegans*. Bezüglich der sechsten Species (*Tomopteris catharina = helgolandica*), stütze ich mich auf frühere Beobachtungen, die schon ausführlich mitgeteilt wurden (A. MEYER 1926). Es wird zwar behauptet, daß diese letztgenannte Species auch im Mittelmeer vorkomme (ROSA 1912), und daß auch die von VEJDOVSKY bei Triest gefundene *Tom. vitrina* VEJDOVSKY mit *Tom. catharina* identisch sei; es war mir aber nicht möglich, jene Behauptung und diese Gleichsetzung zu überprüfen, da bei Messina von mir kein einziges Exemplar gefunden wurde, welches mit *Tom. vitrina* oder mit *Tom. catharina* übereingestimmt hätte. Dagegen ist die oben genannte *Tom. anadyomene*, welche der *Tom. planctonis* sehr nahe steht, eine neue Species und von mir andernorts schon beschrieben worden (A. MEYER 1929c). Bezüglich der nomenklatorisch gültigen Speciesbezeichnungen halte ich mich im folgenden an P. FAUVEL (1923).

Tomopteris Apsteini (ROSA) (Abb. 1).

Das Segmentalorgan besteht aus dem Cölomostom (= bewimperten Trichter), dem Nephridialkanal und dem davon abzweigenden Solenocytenkanal mit der kugelförmigen Solenocytengruppe am inneren Ende; das Ganze stellt somit eine protonephridiale Nephromixia dar. Trichter und Solenocyten ragen frei in die Leibeshöhle vor, während die Kanalteile retroperitoneal liegen. Die Segmentalorgane kommen an der Basis der Parapodien vor und beginnen bei beiden Geschlechtern im 6. postoralen Segment. Im weiblichen Geschlecht kommen die der Eileitung dienenden sekundären Gonoducte hinzu; sie liegen im 4. und 5. Segment im Körperstamm ventral. Die bewimperten Trichter weisen radiäre Wülste auf, deren Anzahl der Zahl der ringförmig angeordneten

Kerne entspricht und meist acht beträgt. Die Solenocyten sind vergleichsweise sehr klein; eine verschiedene Anzahl von einzelnen Solenocyten, meist drei bis sechs, sind zu einer kammförmigen Gruppe vereinigt. Obgleich sie dem Typus nach auf die Solenocyten von Phyllodociden und Alciopiden zurückgeführt werden können, nehmen sie doch eine Sonderstellung ein, da der Plasmateil (am oberen Ende der Röhrchen) minimal ist und nicht einmal die Plasmateile einer ganzen Gruppe zusammengenommen genügend Raum für einen Kern ergeben. Die Röhrchen selbst sind so eng, daß eine darin schwingende Geißel nicht wahrgenommen werden kann; diese scheint vielmehr unbewegt der Wand anzuliegen und nur im untersten Teil, wo sie in das Kanallumen vorragt, langsame Schwingungen auszuführen. Alle Teile des ganzen Organs sind frei von excretorischen Einschlüssen. Bei manchen Individuen waren alle Kanäle geöffnet und zeigten so das mit Wimpern ausgekleidete Lumen, bei anderen waren sie sämtlich geschlossen, bildeten aber rhythmisch vacuolenförmige Erweiterungen (Öffnungen) des Lumens, welche peristaltisch vom Trichter zum Porus verliefen; die Vacuolen waren hierbei aus den vom Trichter aufgesammelten Körnchen und Tröpfchen gebildet. Es kamen zweierlei Abnormitäten zur Beobachtung, welche immer auf ein Segment beschränkt und asymmetrisch waren: a) die ganze Solenocytenkugel samt dem zugehörigen obersten

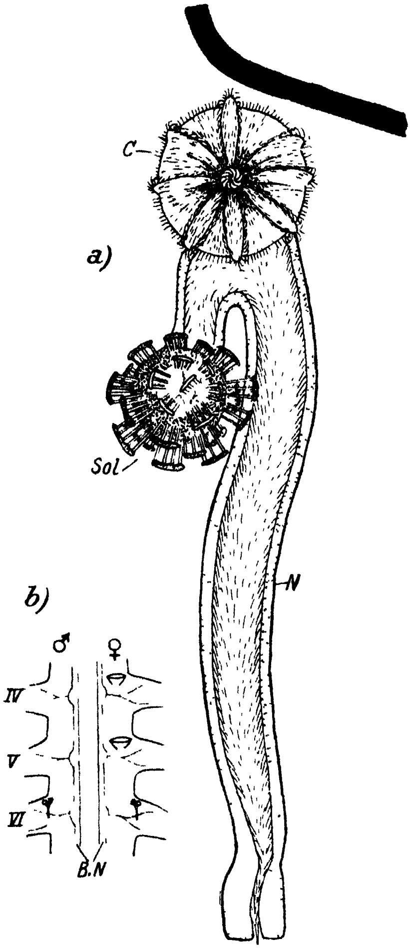


Abb. 1. *Tomopteris Apsteini* (ROSA). a Segmentalorgan, eine protonephridiale Nephromixia. *C* Cölomostom, *Sol* Solenocyten, *N* Kanal, b Lage und segmentale Anordnung der vordersten Segmentalorgane und sekundären (weiblichen) Gonoducte bei beiden Geschlechtern, *BN* Bauchnervenstrang (schematisch, so daß diese Abb. (b) auch für *Tom. helgolandica* paßt). Alle Figuren nach dem Leben, Vergr. etwa 800 ×.

Kanalstück fehlte, b) an Stelle des Trichters fand sich ein flacher, ungegliederter, bewimperter Plasmahügel ohne Lumen, wobei der obere Kanalteil ebenfalls durch Verwachsung geschlossen war.

Tomopteris helgolandica (GREEFF) (= *Tom. catharina* ROSA) (Abb. 2).

Das Segmentalorgan ist eine protonephridiale Nephromixia, ähnlich wie bei der vorangegangenen Art; es wurde schon früher von mir aus-

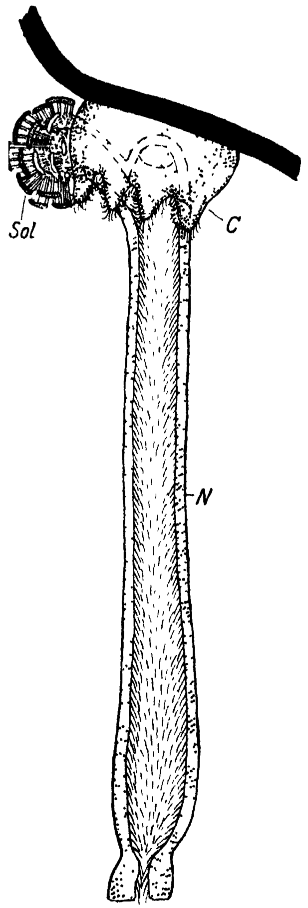


Abb. 2.

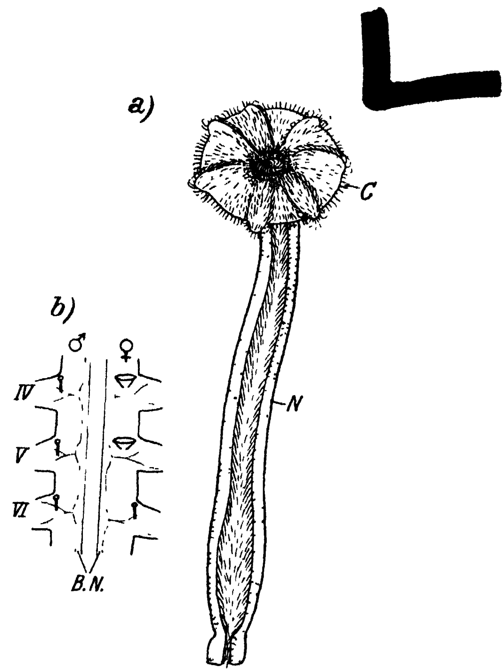


Abb. 3.

Abb. 2 *Tomopteris helgolandica* (GREEFF). Segmentalorgan, eine protonephridiale Nephromixia. *C* Colomostom, *Sol* Solenocyten, *N* Kanal.

Abb. 3. *Enapteris euchaeta* (CHUN). a Segmentalorgan, ein Metanephridium. *C* Colomostom, *N* Kanal; b Lage und segmentale Anordnung der vordersten Segmentalorgane und sekundären (weiblichen) Gonoducte bei beiden Geschlechtern.

führlich beschrieben (1926), wobei die Solenocyten und der Rudimentationsprozeß, dem sie unterliegen, erstmalig erkannt wurden; was ich damals als mehrgeißeliges Solenocytenkölbchen bezeichnet habe, ent-

spricht einer kammförmigen Solenocytengruppe, so wie es bei *Tom. Apsteini* der Fall ist. Die Lage und die segmentale Verteilung ist die gleiche wie bei *Tom. Apsteini*; dies gilt auch für die sekundären Gonoducte im weiblichen Geschlecht.

Enapteris euchaeta (CHUN) (= *Tomopteris euchaeta* APSTEIN) (Abb. 3).

Bei dieser Species fehlen die Solenocyten, das Segmentalorgan besteht nur aus dem Cölomostom (= bewimperter Trichter) und dem

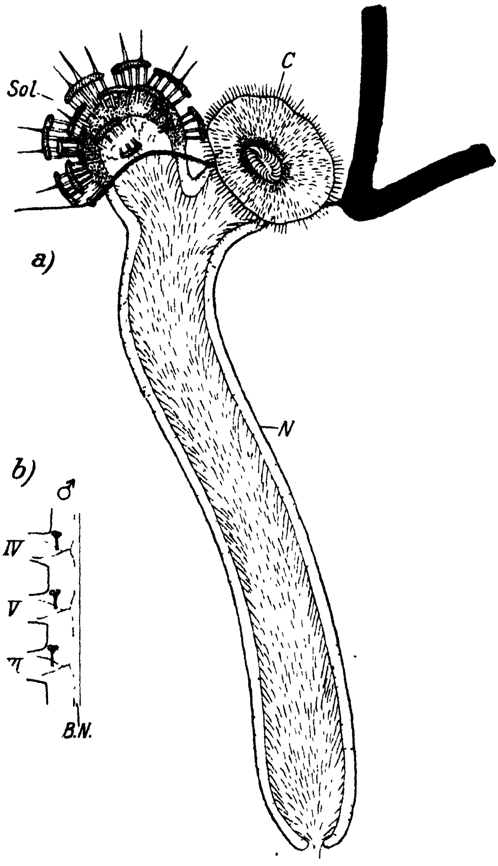


Abb. 4. *Tomopteris anadyomene* (A. MEYER). a Segmentalorgan, eine protonephridiale Nephromixia. *C* Cölomostom, *Sol* Solenocyten. *N* Kanal; b Lage und segmentale Anordnung der vordersten Nephromixien beim männlichen Tier (im 1. und 2. Segment liegen rudimentäre Solenocyten).

Nephridialkanal, es stellt somit ein gewöhnliches Metanephridium dar. Der Trichter ist mit radiären Wülsten versehen wie bei *Tom. Apsteini* und

helgolandica. Im männlichen Geschlecht beginnen die Segmentalorgane im 4. (postoralen) Segment, im weiblichen im 6. Segment; bei letzterem kommen zwei Paare sekundäre Gonoducte im 4. und 5. Segment hinzu.

Tomopteris anadyomene (A. MEYER) (Abb. 4).

Von dieser Species ist bisher nur das Männchen bekannt. Das Segmentalorgan besteht aus einem Cölomostom (= bewimperten Trichter) von runder Gestalt ohne radiäre Wülste, aus dem Nephridial-

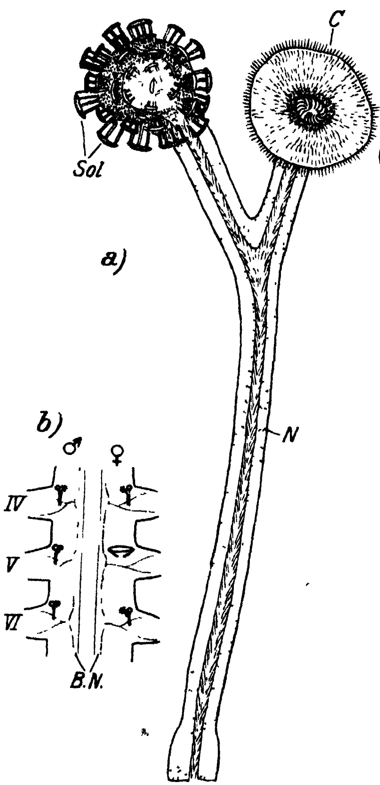


Abb. 5. *Tomopteris planctonis* (APSTEIN). a Segmentalorgan, eine protonephridiale Nephromixia. *C* Cölomostom, *Sol* Solenocyten, *N* Kanal; b Lage und segmentale Anordnung der vordersten Segmentalorgane und sekundären (weiblichen) Gonoducte bei beiden Geschlechtern.

kanal und dem abzweigenden Solenocytenkanal mit einer kugeligen Solenocytengruppe, die selbst wieder aus kammförmigen Gruppen von einzelnen Solenocyten zusammengesetzt ist. An den Solenocyten finden sich radiäre Plasmafäden. Die Abb. 4 zeigt das Lumen des Kanals in

stark expandiertem Zustand, welcher aber nicht dauernd ist. Die Segmentalorgane beginnen im 4. Segment und liegen etwas mehr im Körperstamm, der Trichter am Vorderrande des vorderen, in das Parapod ausstrahlenden Quermuskels. Außerdem finden sich im 1. und 2. Parapod ventral in der Mitte rudimentäre kleine Solenocytenkugeln mit ganz kurzem rudimentärem Kanal ohne Trichter und ohne äußeren Porus (vgl. hierzu A. Meyer 1929c).

Tomopteris planctonis (Apstein) (Abb. 5).

Das Segmentalorgan ist dem der vorangegangenen Art sehr ähnlich; die Solenocytenkugel ist aber durch die Länge des zugehörigen Kanalstückes stärker abgegliedert. Unter den Solenocyten findet man mitunter auch völlig einzeln stehende, die also nicht mit den benach-

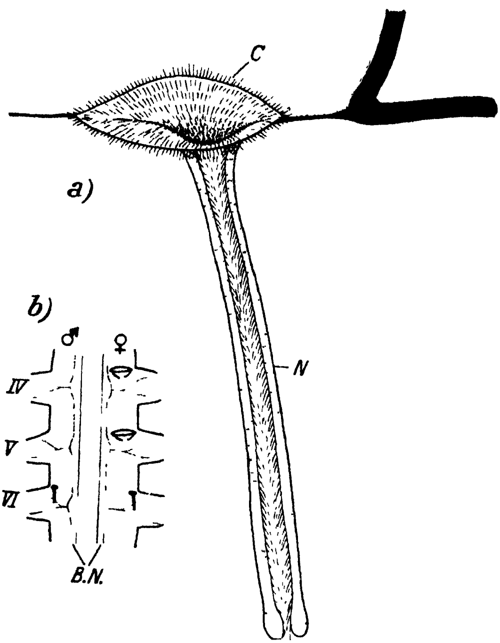


Abb. 6. *Tomopteris elegans* (Chun). a Segmentalorgan, ein Metanephridium. *C* Colomostom, *N* Kanal; b Lage und segmentale Anordnung der vordersten Segmentalorgane und sekundären (weiblichen) Gonoducte bei beiden Geschlechtern.

barten zu kammförmigen Gruppen vereinigt sind; ihr Röhrenteil ist dann breiter als bei den übrigen und läßt deutlich eine schwingende Geißel im Innern sehen. Unter allen bisher untersuchten Arten müssen die Solenocyten dieser Species als die funktionell aktivsten gelten. Bemerkenswert ist auch die segmentale Verteilung der Segmentalorgane:

Im männlichen Geschlecht beginnen sie im 4. Segment, im weiblichen beginnen sie (zum Unterschied von den anderen Arten) ebenfalls im 4., fehlen aber im 5., wo die sekundären Gonoducte zur Entwicklung kommen; diese werden also hier nur in einem einzigen Paar gebildet. Die segmentale Verteilung ist schon von APSTEIN (1900) richtig angegeben.

Tomopteris elegans (CHUN) (Abb. 6).

Bei dieser kleinen Species fehlen die Solenocyten gänzlich. Die Segmentalorgane sind wie bei *Enapteris euchaeta* einfache Metanephridien. Der Trichter ist der Quere nach etwas ausgezogen und enthält meist sechs Kerne in dem syncytialen Plasmaring; das so vereinfachte Cölomostoma geht ohne deutlichere Grenze in den Nephridialkanal über. Im männlichen und im weiblichen Geschlecht beginnen sie im 6. Segment, fehlen aber im 7. und kommen also erst vom 8. an ohne Unterbrechung vor. Die sekundären Gonoducte im weiblichen Geschlecht kommen im 4. und 5. Segment zur Entwicklung.

Theoretischer Teil.

Zunächst seien die beschriebenen sechs Arten in zwei Gruppen gebracht, was sich als ganz natürlich ergibt. Die Gruppe A umfaßt *Tom. Apsteini*, *Tom helgolandica* und *Enapteris euchaeta*; das Gemeinsame ist die Größe und hohe Segmentzahl infolge des Vorhandenseins einer Schwanzregion, die einen rudimentären Rumpfabschnitt darstellt; die Segmentzahlen sind nicht streng konstant und betragen bei *Tom. Apsteini* etwa 22 + 7 (Schwanzsegmente), bei *Tom. helgolandica* 16 + 5 und bei *Enapteris euchaeta* 17 + 5. Gemeinsam sind ferner die radiären Wülste an den Cölomostomen, die wohl als Rest der ehemals größeren, mehr epithelialen Ausbildung aufzufassen sind.

Die Gruppe B umfaßt *Tom. anadyomene*, *Tom. planctonis* und *Tom. elegans*. Das Gemeinsame ist das Fehlen einer Schwanzregion, geringere Körpergröße und Segmentzahl, nämlich bei *Tom. anadyomene* etwa 18, bei *Tom. planctonis* etwa 18 und bei *Tom. elegans* etwa 14. Gemeinsam ist ferner das Fehlen von radiären Wülsten an den Cölomostomen. Wie in der obigen Gruppe ist die Kernzahl ziemlich konstant meist acht, bei *Tom. elegans* jedoch nur etwa sechs. Es sei auch erwähnt, daß die Lage der Segmentalorgane (mehr am Rande des Körperstammes oder mehr an der Parapodbasis) bei den beiden Gruppen etwas verschieden, innerhalb derselben aber die gleiche ist.

Beide Gruppen, A und B, enthalten nun je zwei Arten mit solenocytären und je eine Art mit solenocytenlosen Segmentalorganen. Es

besteht nun die Aufgabe, zu entscheiden, welcher von diesen beiden Segmentalorgantypen bei den Tomopteriden der ursprünglichere ist. Das Vorhandensein von zwei Gruppen bietet dabei den Vorteil einer Kontrolle des Ergebnisses. Es stehen zwei Beweisverfahren offen, ein direktes a) und ein indirektes b).

a) Der direkte Beweis geht von Merkmalen aus, die sich an den Segmentalorganen selbst finden. Diesen Beweis habe ich schon früher auf Grund meiner physiologisch-morphologischen Befunde an *Tomopteris helgolandica* (1926, S. 325, 326) ohne weiteres Vergleichsmaterial geführt: die specifischen Merkmale der Solenocyten, wie Kleinheit, Kernmangel, Schwäche und Funktionsuntüchtigkeit der Geißeln auf der einen Seite und wirksame Tätigkeit sowie benachbarte Lage der der gleichen Funktion obliegenden Cölomostome auf der anderen Seite lieferten die Erkenntnis, daß die Solenocyten sich in einem labilen Zustande, und zwar der Rudimentation, befinden. Stellte man sich die erkannte Richtung dieses Prozesses verlängert vor, so konnte man aus dem solenocytären Segmentalorgan (protonephridialen Nephromixia) das solenocytenlose (einfache Metanephridium) hervorgehen sehen, schon bevor die Erfahrung es bestätigte. Ich habe diesen Prozeß als Substitution bezeichnet, wobei mir namentlich die Analogie mit der Verschiebung des Einzugsbereiches eines Flusses gegen einen anderen vorschwebte. Nach meiner Auffassung ist der Substitutionsbegriff in der Chemie, Geologie und Biologie grundsätzlich der gleiche und wird von mir mechanistisch aufgefaßt.

Da nun durch das jetzt vorliegende Vergleichsmaterial von sechs Arten die obige Auffassung bestätigt worden ist, so kann es unternommen werden, jenen Substitutionsprozeß in seine physikalischen Bedingungen zu zergliedern (vgl. Abb. 7):

Physikalisch betrachtet ist die ganze Solenocytenkugel ein Gebilde, in welchem im Bereiche S_1 (auf Grund der Schwingungen der unteren Enden der Solenocytengeißeln sowie der Schlagrichtung der Kanalwimpern) ein negativer Druck (= »Saugwirkung«, A. Meyer 1926, S. 326) herrscht. Denkt man sich die Kugel isoliert in einem ruhenden flüssigen Medium eingelegt, so pflanzt sich dieser Druck durch die Schicht S_2 nach S_3 fort. In S_2 und im Bereiche von S_3 besteht dann ein Gefälle, in welchem sich die Moleküle in der Richtung der Pfeile fallend nach S_1 bewegen. Eine specifische physiologische Aktivität kommt hierbei wohl höchstens den plasmatischen Teilen von S_2 (punkciert) zu, aber auch diesen wohl nur in sehr geringem Maße; die Solenotyten hingegen dürften eine rein passive Bedeutung als lediglich fil-

trierendes System von Capillarröhrchen haben. Die ganze Solenocytenkugel wäre demnach, wenn sie allseitig frei in einem selbst unbewegten Medium gelegen wäre, von einem von ihr hervorgerufenen hydromechanischen Felde räumlich umgeben, in welchem die Bewegung der Moleküle konzentrisch zur Mitte von S_1 gerichtet wäre.

Betrachtet man nun ebenso den bewimperten Trichter, so stellt sich dieser ebenfalls als ein nach seinem Mittelpunkt hin centriertes Gebilde dar, in dessen Wirkungsbereich die Flüssigkeitsmoleküle in der Richtung der Pfeile bewegt, aber zum Unterschied von der Solenocytenkugel in Schlieren und Massenströmen mit großer Vehemenz gewirbelt werden.

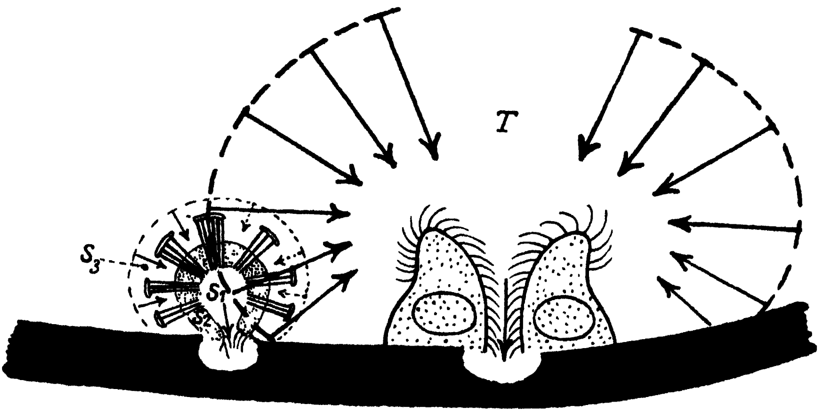


Abb. 7. Die Überkreuzung des physikalischen Wirkungsbereiches der Solenocyten (S_1, S_2, S_3) durch den Wirkungsbereich des Cölomostomas (T) als Grundlage für den Substitutionsprozeß (= Schwund der Solenocytenkugel). Schema zum direkten Beweis des Substitutionsprozesses.

Das Besondere des vorliegenden Falles liegt nun, wie ich schon früher betont habe, darin, daß die beiden Gebilde, Solenocytenkugel und Trichter, in solcher gegenseitiger Lagebeziehung vorkommen, daß sich ihre physikalischen Felder durchkreuzen, wodurch das Feld von S mit seinen geringeren Geschwindigkeiten durch das Feld von T mit seinen größeren Geschwindigkeiten teilweise aufgehoben wird. Die Bewegung nämlich, welche die Moleküle in dem Überkreuzungsbereiche von S und T unter der alleinigen Wirkung von S eingeschlagen hätten, wird teils in die andere Richtung nach T übergeführt, teils (soweit sie auf Molekularkräften an den Berührungsflächen mit S_2 beruht) verlangsamt und gehemmt werden.

Da die Störung des physikalischen Wirkungsbereiches eines Organes gleichbedeutend ist mit einer Störung des Organes selbst, so muß die Solenocytenkugel selbst einem Verkümmerungsprozeß unterliegen.

Unter den obigen sechs Arten von *Tomopteris* ist der Rudimentationsprozeß bei zweien, *Enapteris euchaeta* und *Tomopteris elegans*, vollzogen; der nachfolgende indirekte Beweis wird zeigen, daß gerade diese beiden Arten auch in anderen Merkmalen die fortgeschritteneren sind.

b) Der indirekte Beweis geht so vor, daß aus anderen Merkmalen (als die Segmentalorgane an sich tragen) ein Urteil über den Primitivitätsgrad der einzelnen Species gewonnen wird. Aus der Primitivität der Species ist dann die größere Primitivität des einen oder des anderen Segmentalorgantypus durch Analogie zu erschließen. Dieses Verfahren würde aber zu einem Fehlschluß führen, falls, wie es vorkommt, eine Spezialisationskreuzung vorläge, d. h. bei den einzelnen Arten die Segmentalorgane sich hinsichtlich des Primitivitätsgrades entgegengesetzt verhielten als die übrigen Merkmale. Diese Fehlerquelle kann aber dadurch vermieden werden, daß man sich auf solche Merkmale beschränkt, von denen mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden kann, daß sie auf Grund irgendeiner Verbindung mit den Segmentalorganen, wie es z. B. gemeinsame Keimblattzugehörigkeit ist, mit diesen im Laufe der Phylogenese (= der Entfernung vom primitiveren [= wahrscheinlicheren] Zustande) gleichen Schritt gehalten haben. Im vorliegenden Falle kann ein cölomatischer Merkmalskomplexe herausgesondert werden, der außer den Segmentalorganen die rosettenförmigen Organe erster Ordnung (= hyaline Drüsen), die Gonaden und die Beschaffenheit der Mesenterien (ob vollständig, durchbrochen oder aufgelöst) umfaßt. — Zu einem objektiven Urteil über den Primitivitätsgrad eines solchen Komplexes gelangt man dann, wenn anstatt der Ausbildungsweise der Organe (über welche allzuleicht Meinungsverschiedenheiten entstehen) der Homonomiegrad ihrer segmentalen Verteilung zum Maßstab genommen werden kann, was für den vorliegenden Fall sowie bei metameren Organismen insgesamt in der Regel zutrifft. Denn bei einem metameren Organismus deckt sich der höhere Primitivitätsgrad mit dem höheren Homonomiegrad.

Die Durchführung des indirekten Beweises gestaltet sich demnach so, daß der Homonomiegrad des cölomatischen Komplexes als dessen Primitivitätsgrad gewertet wird und dann festgestellt wird, ob im primitiveren cölomatischen Komplex das Segmentalorgan mit Solenocyten oder ohne diese auftritt (vgl. Abb. 8).

In der Gruppe A ist die Homonomie der rosettenförmigen Organe erster Ordnung und der Gonaden bei *Tomopteris helgolandica* primitiver als bei *Enapteris euchaeta*; das gleiche gilt hinsichtlich der Homonomie der Segmentalorgane im weiblichen Geschlecht, während sie im männ-

lichen gleichgroß ist. Es ist hierbei zu beachten, daß bei *Tom. helgolandica* die rosettenförmigen Organe zweiter Ordnung, deren Homologie mit Cölomostomen anderweitig von mir erwiesen wurde (1929c), als solche letztere gezählt werden müssen. Vergleicht man *Tom. Apsteini* mit *Enapteris euchaeta*, so ist die Homonomie der rosettenförmigen Organe erster Ordnung und der Gonaden gleich, die der Segmentalorgane aber im weiblichen Geschlecht bei jener Art primitiver. Das Mesenterium ist bei *Tom. Apsteini* und *helgolandica* fast vollständig erhalten,

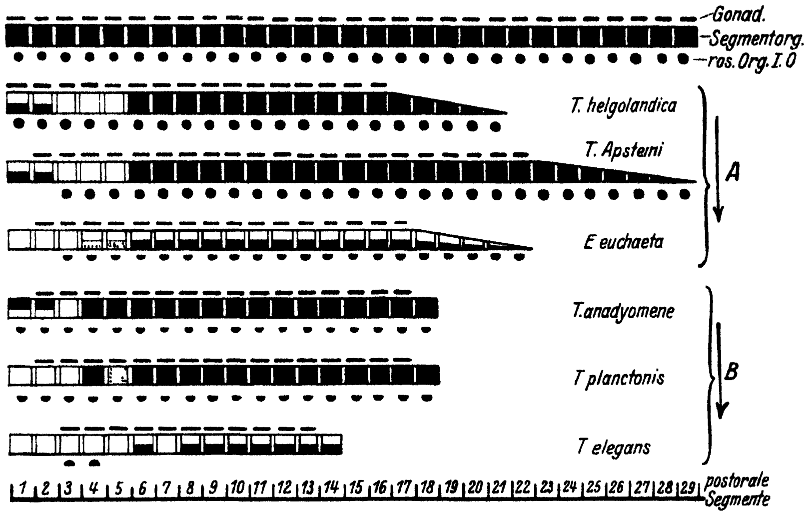


Abb. 8. Vergleichende Ermittelung des Homonomie- (und Primitivitäts)grades des cölomatischen Komplexes (d. i. Gonaden, Segmentalorgane und rosettenförmige Organe I. Ordnung) von zwei Artengruppen, *A* und *B*, der Tomopteriden. Oben, hypothetische Art mit höchster Homonomie des cölomatischen Komplexes. Vierecke vollschwarz = protonephridiale Nephromixia, halbschwarz (untere Hälfte) = Metanephridium bzw. (im 1 und 2. Segment) rosettenförmige Organe II. Ordnung, halbschwarz (obere Hälfte) = nur rudimentäre Solenocyten, weiß = Segmentalorgan fehlend, punktiert = nur im männlichen Geschlecht vorhanden. Man sieht wie in beiden Gruppen mit der Abnahme des Homonomiegrades (= der Primitivität) der Schwund der Solenocyten parallel geht. Schema zum indirekten Beweis des Substitutionsprozesses.

bei *Enapteris euchaeta* unregelmäßig durchlöchert. In der Gruppe A ist somit der cölomatische Komplex bei *Tom. Apsteini* und *Tom. helgolandica*, also dort, wo die Segmentalorgane mit Solenocyten verbunden sind, primitiver als bei *Enapteris euchaeta*, wo die Solenocyten fehlen.

Gruppe B liefert nun ganz dasselbe Ergebnis. Die Homonomie der rosettenförmigen Organe erster Ordnung ist bei *Tom. anadyomene* und *Tom. planctonis* viel größer als bei *Tom. elegans*; ebenso ist die Homonomie der Gonaden bei den beiden ersteren Arten größer. Die Homo-

nomie der Segmentalorgane ist bei *Tom. anadyomene* größer als bei *Tom. planctonis*, wenn man die rudimentären Solenocyten im 1. und 2. Segment zum cölomatischen Komplex rechnet, und ist bei diesen beiden Arten größer als bei *Tom. elegans*. Das Mesenterium ist bei *Tom. elegans* am meisten abgeleitet, indem es in regelmäßige segmentale Suspensorialbänder des Darmes zerteilt ist. Jn der Gruppe B ist somit der cölomatische Komplex bei *Tom. anadyomene* und *Tom. planctonis*, also dort, wo er auch Solenocyten enthält, primitiver als bei *Tom. elegans*, wo die Solenocyten fehlen.

Da somit in beiden Gruppen die größere Primitivität des cölomatischen Komplexes verbunden ist mit Vorhandensein von Solenocyten an den Segmentalorganen, so muß angenommen werden, daß bei *Enapteris euchaeta* und bei *Tomopteris elegans* das Fehlen der Solenocyten durch sekundäre Rückbildung eingetreten ist.

Allgemeines.

Die theoretische Tragweite der nachgewiesenen Umwandlung einer protonephridialen Nephromixia in ein Metanephridium wäre dann eine allgemeine, wenn sich die Solenocyten der Polychäten als ectodermal und als ein Erbstück der Plathelminthen bzw. Aschelminthen, die also als Vorläufer der Anneliden vorgestellt würden, erweisen sollten. Der nachgewiesene Substitutionsprozeß wäre dann eine restlose Bestätigung meiner Substitutionstheorie der Segmentalorgane, sowie der älteren Ansichten von B. HATSCHEK und ED. MEYER.

Indessen haben sich aber bei anderen Studien, die ich zur Lösung der ganzen Frage unternommen habe, die Anzeichen dafür gemehrt, daß die Solenocyten mesodermaler Herkunft sind und wohl eher durch Abgliederung vom primären epithelialen Cölomoduct entstanden sind, ähnlich wie es derzeit bei *Glycera* aus dem anatomischen Verhältnis des Cölomostomes zu den Solenocyten ersehen werden kann, und wie es sich bei der Entwicklung im Hinterende jugendlicher *Tom. helgolandica* abspielt, wo immer das Cölomostom zuerst auftritt und die Differenzierung der Teile zentrifugal fortzuschreiten scheint. Auch die Nephridien von *Tubifex* haben sich als rein mesodermale zentrifugale Bildungen erwiesen (A. MEYER 1929a). Weitere Untersuchungen an jugendlichen Phyllodociden (*Eulalia*) und über das Wachstum der Solenocyten bei *Nephthys* gestatten noch kein abschließendes Urteil. Eine restlose Lösung dieser Frage der Keimblattzugehörigkeit der Solenocyten dürfte nach den bisherigen Erfahrungen bei Formen mit so hochgradig kondensierter Entwicklungsweise (Quadrantenfurchung, Trochophora) und kondensiertem Gewebscharakter bis

in die juvenilen Stadien hinauf, wie es die allermeisten Anneliden zeigen, kaum möglich sein; dagegen wären wohl bei der *Actinotrocha*-Larve und bei *Amphioxus* die nötigen Voraussetzungen, nämlich wenig kondensierte Entwicklungsweise und mehr epithelialer Gewebscharakter, gegeben.

Die alteingewurzelte Vorstellung, daß die Plathelminthen und Nemertinen bzw. die Aschelminthen (einschließlich Troch-helminthen) in der direkten Ascendenz der Anneliden stünden, ist auch durch meinen Nachweis ziemlich weiter Verbreitung von Cölombewimperung bei den Polychäten und anderen Wirbellosen (A. Meyer 1927 und 1929b) erschüttert worden. Denn diese Ergebnisse weisen immer entschiedener auf eine mit epithelialen bewimperten Cölomsäcken ausgestattete Stammform hin, welche die Anneliden mit den Sipunculiden, Bryozoen, Phoroniden und Brachiopoden und weiterhin mit den Chaetognathen und Echinodermen verbindet. Ich werde so durch meine Untersuchungen immer mehr zu der Ansicht gedrängt, daß die Typen mit epithelialem Gewebscharakter (namentlich der Leibeshöhle) und wenig kondensierter Entwicklung die primitiveren sind. Wenn die mesenchymatischen kondensierten Typen ebenfalls von jener epithelialen unkondensierten Stammform abgeleitet werden müßten, dann könnten die Wassergefäßsysteme der Plathelminthen, Nemertinen und Aschelminthen als Rest zusammengebrochener bewimperter Cölomteile jener Stammform angesehen werden.

Literatur.

Apstein, C., 1900: Die Alciopiden und Tomopteriden der Plankton-Expedition. Ergebn. d. Planktonexped. Bd. 2 (Kiel u. Leipzig).

Fauvel, P., 1923: Polychètes Errantes. Fauna de France. 5.

Meyer, A., 1926: Die Segmentalorgane von Tomopteris catharina, nebst Bemerkungen über das Nervensystem, die rosettenförmigen Organe und die Cölombewimperung. Ein Beitrag zur Theorie der Segmentalorgane. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 127.

— 1927: Über Cölombewimperung und cölomatische Kreislaufsysteme bei Wirbellosen. Ebenda. Bd. 129.

— 1929a: Die Entwicklung der Nephridien und Gonoblasten bei Tubifex rivulorum, nebst Bemerkungen zum natürlichen System der Oligochäten. Ebenda. Bd. 133.

— 1929b: Über Cölombewimperung u. cölomatische Kreislaufsysteme bei Wirbellosen. II. Teil (Sipunculoidea, Polychaeta Errantia). Ebenda. Bd. 135.

— 1929c: Tomopteris anadyomene nov. spec., ein Nachweis phylogenetischer Umwandlung von Nephridialtrichtern in Leuchtorgane bei den Polychäten. Zool. Anz. Bd. 86.

Die Struktur der Oocyten von Eucalanus elongatus Dana mit Bemerkungen über den Bau des weiblichen Genitalapparates.

(Cytologische Mitteilungen I.)

Von

Gerhard Heberer.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen und der Zoologischen Station Neapel.)

Mit 17 Abbildungen im Text und Tafel 2 und 3.

Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung.

In einer Reihe von Untersuchungen ist versucht worden, die Genese der Geschlechtszellen bei den Copepoden aufzuklären (Literaturzusammenstellung bei HEBERER 1924). Alle diese Arbeiten beschränkten sich jedoch fast ausschließlich auf die Kernverhältnisse, vornehmlich auf die Chromosomenmetabolie der Wachstums- und Reifephasen. Die übrigen Zellkomponenten erfuhren dabei eine sehr oberflächliche Behandlung, wie z. B. die Nucleolen, mit deren Deutung als Kernexcrete man glaubte, ihr Wesen erkannt zu haben. Ganz unberücksichtigt blieb das Zellplasma mit seinen Differenzierungen. Nur eine Arbeit machte

eine Ausnahme. MOROFF publizierte 1909 (b) oogenetische Untersuchungen an Copepoden, in denen neben den Chromosomen auch das Cytoplasma mit seinen Einschlüssen, vornehmlich der Dotterkern und die »Chromidien« in eingehender Weise berücksichtigt wurden. Bemerkt sei gleich hier, daß die fraglichen Untersuchungen entstanden, als die nun schon längst abgetane Lehre vom »Chromidialapparat« (GOLDSCHMIDT-POPOFF) modern war, als man — wenig kritisch — alles als Chromatin bezeichnete, was sich mit den üblichen Kernfarbstoffen tingierte. Das Fiasko der Chromidienlehre ist bekannt genug, und so können die Ergebnisse MOROFFS, besonders auch ihre theoretischen Auswertungen, unter dem Einfluß eben dieser Lehre entstanden, uns heute nicht mehr viel bedeuten. Dazu sind Zweifel an der Naturtreue der von MOROFF gegebenen Bilder lautgeworden, so von DUESBERG (1911), welcher schreibt: »Angesichts der von MOROFF gegebenen Abbildungen kann ich nicht umhin zu glauben, daß es sich da um ein Kunstprodukt handelt. In diesem Gedanken werde ich bestärkt durch die von dem Autor angewandte Technik, welcher seine Fixierungsmittel auf 70° erwärmte.« Beim Vergleich meiner eigenen Bilder mit denen MOROFFS bin auch ich der Meinung, daß letztere zum mindesten stark entstellt sind, und daß diese Entstellungen zu mancherlei Fehlschlüssen geführt haben.

Da die unten mitgeteilten Befunde an den Oocyten von *Eucalanus elongatus* einesteils den Angaben MOROFFS zuwiderlaufen, letztere andererseits in, wie mir scheint, wesentlichen Punkten berichtigt und in einigen auch bestätigt werden, so daß die ganze Frage entschieden sein dürfte, muß ein kurzes Referat der MOROFFschen Mitteilung vorausgeschickt werden. MOROFF hat an fünf Arten pelagischer Copepoden des Triester Golfes gearbeitet: *Centropages typicus* KRÖYER, *Centropages Kröyeri* GIESBR., *Paracalanus parvus* CL., *Oithona nana* GIESBR., *Euterpe acutifrons* (?) DANA. Er geht bei seiner Darstellung von der schon in früheren Untersuchungen (1909a)[1] in extremer Weise vertretenen Ansicht aus, daß die Bestandteile der Zelle zum allergrößten Teil Umwandlungsprodukte des »Chromatins« darstellen, deren Bildungsstätte der Kern ist. Schon in den Oogonien treten außerhalb des Kernes Chromatinkörnchen (im Sinne MOROFFS bzw. der Chromidienlehre) auf, die aus dem Kern ausgetreten sind. »Es handelt sich hier

[1] KRIMMEL macht schon 1910 darauf aufmerksam, daß von den von MOROFF angegebenen Umwandlungen von Kernen in Muskelfibrillen usw. nichts zu sehen ist. Zur Beurteilung der Konservierung MOROFFS genügt übrigens ein Blick auf das in Fig. 29 (1909b) dargestellte Pachytänstadium.

um Chromidien, welche das zur Bildung der verschiedenen Zellbestandteile nötige Chromatin liefern.« Die Chromidienauswanderung erfolgt bis zur Dotterbildung, also bis zum Abschluß des Eiwachstums, ununterbrochen. Diese chromatischen Plasmaeinschlüsse, die durch die Kernwand »hindurchgepreßt« werden, besitzen eine längsspaltartige mittlere Aufhellung. Da sie sich direkt vom längsgespaltenen Spirem(!) herleiten, ist das Auftreten des Längsspaltes verständlich. Sie stellen den Dotterkern dar, der also von dem Kern selbst, und zwar vom Spirem, geliefert wird. Aufgebaut ist dieser Dotterkern aus einzelnen, hinsichtlich ihrer Größe in engen Grenzen variierenden Chromatinkörnchen, die in einer gleichmäßig und schwach färbbaren Grundsubstanz, die als Plastin bezeichnet wird, eingebettet liegen. MOROFF argumentiert nun: »Daß der Dotterkern aus Chromatin besteht, dafür sprechen erstens seine Provenienz aus dem Kern bzw. dem Spirem und zweitens sein Verhalten gegen Chromatinfarbstoffe.« Leider kann man nicht erfahren, womit gefärbt wurde. Die Abbildungen sind anscheinend nach HEIDENHAIN-Präparaten gezeichnet. Vom Dotterkern lösen sich nun dauernd Chromatinpartikel los und wandern ins Plasma. Mit dem Ende des Eiwachstums kommt auch dieser Prozeß zum Stehen. Soweit die Verhältnisse bei *Paracalanus*. Bei *Centropages*, speziell bei *C. Kröyeri* CL., treten die Fäden des Spirems der Oocyten I durch die Kernoberfläche hindurch, schnüren sich ab und verteilen sich im Cytoplasma. MOROFF selbst kommt dies merkwürdig vor. Unter ständiger Ablösung kleiner Chromatinkörner werden dann die abgeschnürten Spiremstücke aufgelöst und durch neue aus dem Kern austretende ersetzt. Bei *Centropages* trennt sich der eigentliche Dotterkern — MOROFF nennt ihn auch Trophochromatin — nicht wie bei *Paracalanus* vom Spirem — dem Idiochromatin — und tritt ins Plasma über, sondern verbleibt im Kern. Nur die trophochromatischen Chromidien selbst durchwandern die Kernwand. Bei *Euterpe* sollen sich sogar zwei verschiedene Spireme bilden, von denen das trophochromatische in das Plasma übertritt.

Es ist aus diesen kurz referierten Angaben MOROFFS (auf Einzelheiten wird im speziellen Teil eingegangen) zu erkennen, daß dieselben, so wie sie vorliegen, heute wenig Bedeutung mehr haben. Zweifellos ist aber, daß MOROFF Strukturen vorgelegen haben, die in das Bereich des so komplexen Dotterkernproblems fallen und die, richtig dargestellt und gedeutet, für die Lösung dieses Problems von einiger Bedeutung sein dürften. Wie ist die wirkliche Genese des Dotterkerns? Womit sind weiterhin MOROFFS sicherlich existierende »Chromidien« zu parallisieren? Eine Aufklärung ist hier wünschenswert.

Während März und April 1929 in Neapel mit organologischen Untersuchungen an pelagischen Copepoden beschäftigt, bekam ich unter anderen eine Form — *Eucalanus elongatus* DANA — in die Hand, bei der in lebenden weiblichen Tieren aus unten zu schildernden Gründen (vgl. Abschnitt über den Bau des weiblichen Genitalapparates) die Keimbläschen der Oocyten mittleren Alters in ausgezeichneter Klarheit zu beobachten waren. Wie im Abschnitt IV, 3 des näheren beschrieben werden soll, sind diese Keimbläschen durch den Besitz zahlreicher metabolischer Kristalloide besonders bemerkenswert. Diese Verhältnisse reizten zu einem Vergleich der lebenden und fixierten Keimbläschen[1], und bei der Durchsicht der entsprechenden Schnittserien fanden sich die MOROFFschen Bilder. Kommt so der ganzen Untersuchung der Charakter des Gelegentlichen zu, so lieferte sie doch neben anderen Einzelheiten eine lückenlose Übersicht über die Entwicklung des so rätselhaften MOROFFschen Dotterkerns und der »Chromidien« der Eier der marinen Copepoden. Daß diese letzteren Gebilde in Wirklichkeit die Plastosomen sind, wird aus dem folgenden hervorgehen.

II. Bemerkungen zur Untersuchungstechnik.

Wie bereits in der Einleitung betont, war ursprünglich nicht beabsichtigt, das in Neapel zum Zwecke des Keimbläschenstudiums fixierte Material von *Eucalanus elongatus* (dazu noch einige Arten der Gattungen *Euchaeta, Centropages, Acartia* u. a.) für eine Plastosomen- und Dotterkernuntersuchung zu verwenden. Es sind daher spezielle Methoden der Plastosomendarstellung, wie diese von BENDA, REGAUD, KOPSCH u. a. angegeben werden, nicht zur Anwendung gelangt.

Zur Fixierung diente das für Kernstudien bei Copepoden so günstige CARNOYsche Gemisch, Sublimat-Eisessig nach PETRUNKEWITSCH, Susa nach HEIDENHAIN und Formol 40% und verdünnt 1 : 4. Daß mir in meinen Präparaten wirklich das Chondriom vorliegt, schließe ich zunächst aus dem Verhalten, das als typisch zu bezeichnen ist und eine ganze Reihe Parallelen besitzt, — ich nenne hier als Beispiel die später noch eingehender heranzuziehenden Untersuchungen von HIRSCHLER (1916) an Ascidien. Dann aber ist es ja bekannt, daß das Chondriom gegenüber den Einflüssen der Fixierungsmittel ein sehr variables Verhalten zeigen kann. Osmierung und Chromierung dürften in bestimmten Fällen erläßlich sein, was auch DUESBERG (1911) hervorhebt. Die vielgenannte Löslichkeit in Alkohol ist keine konstante Erscheinung.

[1] Die genaue Durchführung des Vergleiches erfolgt in einer anderen Mitteilung.

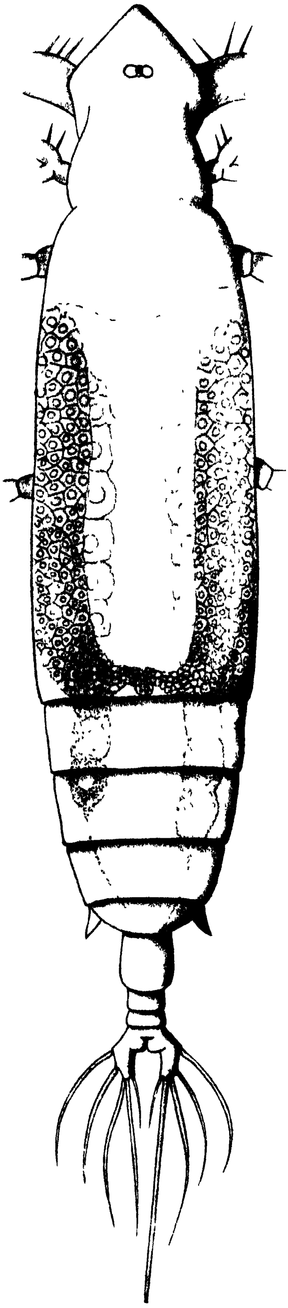
Bang und Sjövall (1916) machten darauf aufmerksam, daß nach Formolfixierung und Färbung mit Eisenhämatoxylin die Plastosomen sichtbar werden, und nach Watenabe (1928) hat die Bendasche Kristallviolettfärbung nach einfacher Formolfixierung auch bei Unterlassung der Chromierung Erfolg. Hirschler (1916) konnte bei *Ciona intestinalis* die Mitochondrien nach Carnoy-Fixierung und Färbung nach Biondi und Heidenhain darstellen. Bei meinen Formoltieren ist nach Eisenhämatoxylinfärbung das Chrondriom gut erhalten und stimmt mit dem übrigen Material, besonders mit dem nach Carnoy fixierten, überein, so daß in den fraglichen Strukturen mit Sicherheit die Plastosomen zu erblicken sind.

Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach Delafield und Ehrlich, Eisenhämatoxylin und Hämalaun (progressiv), in einigen Fällen auch mit Methylgrun. Gegenfärbungen mit Eosin und Orange G. In vielen Fällen, wo das Chondriom allein verfolgt werden sollte, wurde nach Heidenhain gefärbt und die Gegenfärbung unterlassen. Schnittdicke (Quer- und Längsschnitte) 5 und $7\,{}^1/_2\,\mu$, beschleunigte Einbettung über Cedernöl und Chloroform in Paraffin.

III. Der Bau des weiblichen Genitalapparates.

Eucalanus elongatus Dana ist ein pelagisch lebender, gymnopleer Copepode aus dem Tribus *Amphascandria* Giesbrecht. Der Antennenapparat ist daher symmetrisch gebaut, das fünfte Fußpaar zeigt, verglichen mit der Gattung *Calanus*, Reduktionserscheinungen. Die zweite endständige linke Borste der asymmetrischen Furca erreicht fast die Länge des ganzen Rumpfes. Es ist nach Giesbrecht (1892) eine weitverbreitete, nirgends seltene Form, hyalin, fast ohne Pigment, was gerade diese Form für Lebendbeobachtung so geeignet macht, im Gegensatz zu anderen Arten, wie z. B. *Eucalanus attenuatus* Dana, der rotes Pigment in sehr variabler Ausdehnung besitzt. Über den äußeren Habitus des Tieres orientiert Abb. 1. Die Länge des sehr schlanken Körperstammes variiert nach Giesbrecht zwischen 5,9 und 7,1 mm, wobei auf den Vorderkörper 5,2 bis 6,2, auf den Hinterkörper 0,7 bis 0,9 mm kommen. Die Größe meiner Tiere schwankte ebenfalls zwischen 6 und 7 mm. Sie entstammten drei Fängen, zwei westlich von Capri aus 1000 m Tiefe, einer im Golf selbst aus nicht genau festgestellter, aber sehr geringer Tiefe.

Ist infolge seiner Durchsichtigkeit und Pigmentlosigkeit *Eucalanus elongatus* zur Untersuchung im lebenden Zustand außergewöhnlich günstig, so gilt dies speziell für die Eier infolge des eigentümlichen Baues



des weiblichen Geschlechtsapparates. Es wird hier auf eine Beschreibung des letzteren nur soweit eingegangen, als es für ein Verständnis des cytologischen Abschnittes notwendig erscheint.

Wie bei den meisten Copepoden überhaupt, liegt das proximale blinde Ende des Tractus genitalis, das Ovarium, genau median-dorsal, dicht unter der Hypodermis am caudalen Rande des Cephalothorax, d.h. also an der Grenze zwischen erstem und zweitem Thoracalsegment. Bei Betrachtung in toto erscheint die Gonade außerordentlich klein und spaltet rostralwärts in zwei fast genau rechtwinklig nach den Seiten abbiegende Schenkel von zunehmender Breite auf, die ihrerseits wiederum eine besonders an der dorsalen Begrenzung sehr deutlich zu sehende rechtwinklige Abbiegung erleiden. Ihre Breite, die je nach Füllung mit Oocyten sich verändert, kann im Maximum die Flanken des Cephalothorax vollständig einnehmen. Das in Abb. 1 dargestellte Tier ist ein solches Weibchen, das auf der Höhe der Eiproduktion steht. Die Eier selbst bilden in den caudal-rostral verlaufenden Oviductteilen eine dorsalwärts zwei-, selten dreischichtige Lage und zeigen weiter ventral und rostral eine epithelartige einschichtige Anordnung. Die Eier dieser Schicht sind zur Lebendbeobachtung am besten geeignet. Dorsal erweist sich der Oviduct scharf geradlinig begrenzt, während er ventral beiderseits je nach Füllung sich ausbreitet und seine Begrenzung den Konturen der randlichen Eier entspricht. Am ventralen Rande kommt es zu einer medial und dorsal gerichteten Einrollung

Abb. 1. Erwachsenes Weibchen von *Eucalanus elongatus* DANA in Dorsalansicht. Übersicht über den Bau des weiblichen Geschlechtsapparates. Nähere Erklärung im Text.

(vgl. Abb. 2). Die am dorsal gerichteten Innenrand des Oviductes gelegenen Eier sind die ältesten, die von hier aus nun in einreihiger Anordnung in umgekehrter Richtung (rostral-caudal) den Genitalpori zuwandern bzw. zugeschoben werden, wobei es in den distalsten, in den Thoracalsegmenten liegenden Abschnitten zur Abscheidung des Chorions und zur Entstehung der Dotterelemente kommt. Die Eier werden einzeln abgelegt, so daß Eipakete nicht gebildet werden.

Die soeben kurz skizzierte Topographie des weiblichen Genitalapparates, von welcher die von GIESBRECHT gegebene Figur (1892, Taf. 35, Fig. 1) keine genügende Vorstellung ermöglicht, wird bei Vergleich von Abb. 1 mit Abb. 2, welch letztere einen Schnitt durch den

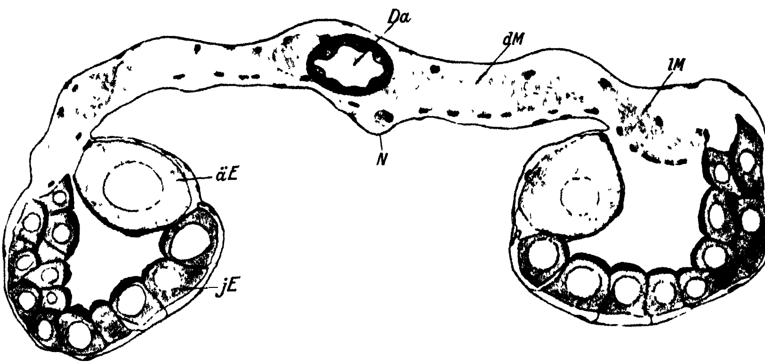


Abb. 2. Querschnitt durch das mittlere Drittel des Cephalothorax. *Da* Darmkanal, *dM* dorsale, *lM* laterale Muskulatur des Cephalothorax, *N* Nervensystem, *jE* jungere Eier, *äE* ältere Eier mit Dotterbildung.

Cephalothorax etwa im zweiten Drittel darstellt, ohne weiteres verständlich. Der Schnitt, auf den bei Besprechung des polaren Eibaues noch zurückzukommen sein wird, zeigt nun noch eine weitere Eigentümlichkeit. Der Cephalothorax besitzt nämlich eine tiefe und weite ventrale Rinne, die erst am hinteren Rande, dort wo das erste Thoracopodienpaar ansetzt, verstreicht. In dieser Rinne strömt das Wasser, das von dem in ihrem rostralen Teil gelegenen Fangapparat, den STORCH und PFISTERER (1925) für die Süßwasser-Centropagiden (*Diaptomus*) in seiner Funktion analysiert haben, angesaugt und abfiltriert wird, mit großer Schnelligkeit nach hinten. Die durch die Strudelbewegung der Mundextremitäten bewirkte Locomotion ist ganz außerordentlich.

Der dorsale Teil des Cephalothorax zeigt sich also gewissermaßen zusammengedrückt und enthält außer dem hier genau median gelegenen

Darm und dem Bauchmark nur Muskulatur, auch die laterale Muskulatur ist etwas nach dorsal verlagert, wie Abb. 2 deutlich erkennen läßt.

Werfen wir nun noch einen Blick auf das Ovarium selbst, das Abb. 3 in einem Frontalschnitt wiedergibt. Der unpaare Teil ist mit großkernigen Zellen erfüllt, die sich teilweise in Ruhe befinden, teilweise aber die verschiedenen Stadien der Mitose zeigen. Es sind dies die Oogonien. So sieht man z. B. ganz am linken Ende gelegen eine Metaphase, darüber eine späte Prophase. Auf Taf. 2, Abb. 1 ist ebenfalls eine oogoniale Metaphase wiedergegeben. MOROFF hat, da er in seinem Material niemals Mitosen, dagegen des öfteren sanduhrförmig eingeschnürte Kerne fand, die Meinung vertreten, daß die Vermehrung der Oogonien amitotisch erfolge. Hatte diese Ansicht schon rein theoretisch betrachtet wenig Wahrscheinlichkeit, so ist sie durch vorliegenden Befund (ebenso gilt dies für die Gattungen *Euchaeta* und *Centropages*!) endgültig widerlegt. Auch bei Süßwassercopepoden sind stets oogoniale Mitosen anzutreffen. Die sanduhrförmigen Kerne MOROFFS entstehen durch passive Deformation; bei einigen seiner Bilder handelt es sich um zwei eng aneinanderliegende Zellen, deren Kerne eine soeben vollendete Amitose vortäuschen (vgl. MOROFF, Taf. 34, Abb. 2). Auch die Zellgrenzen, die MOROFF bei den Oogonien vermißt, sind stets deutlich sichtbar. In den an die Vermehrungszone rechts und links rechtwinklig anschließenden Teilen des Geschlechtsapparates finden keine Teilungen mehr statt, d. h. die Zellen verlassen den unpaaren Teil als Oocyten erster Ordnung. Sie unterliegen den synaptischen Phänomenen, darauffolgend beginnt das Eiwachstum und die Ausbildung des Keimbläschenstadiums. In Abb. 3 sind die beiden Zonen mit vorwiegend Pachytän- und Diplotänstadien zu sehen.

Dieser Bau des Ovariums hat große Ähnlichkeit mit der Struktur der männlichen und weiblichen Gonaden bei den Gattungen *Sapphirina* und *Copilia* (nach STEUER 1895 und eigenen unveröffentlichten Untersuchungen). Diese zum Tribus *Cyclopoida* – *Isokerandria* GIESBRECHT (vgl. BREHM 1926–1927) gehörigen Formen sind bekannt durch ihre dorsoventrale Abplattung und ihren asselförmigen Habitus. Im Zusammenhang mit dieser Abplattung steht auch der mit *Eucalanus* übereinstimmende eigentümliche Bau der Gonaden, dessen genaue Schilderung einer späteren Arbeit vorbehalten bleibt. Auch der Cephalothorax von *Eucalanus* kann in gewissem Sinne als abgeplattet bezeichnet werden, wie der Querschnitt Abb. 2 erkennen läßt, und in der Ähnlichkeit des Gonadenbaues von *Sapphirina-Copilia* und *Eucalanus* liegt ein interessanter Fall von Konvergenz vor.

Zu streifen wäre noch kurz die Frage, ob bei *Eucalanus* nur der unpaare, die Oogonien enthaltende Teil als Ovarium, die ansetzenden Schenkel mit den synaptischen Oocyten bereits als zum Oviduct gehörig zu bezeichnen wären. Bei *Sapphirina* ♂ und *Copilia* ♂ ist dies leicht zu entscheiden; denn die Zone der Spermatogonien erstreckt sich noch in die Schenkel hinein, in denen auch noch Mitosen anzutreffen sind. Die Vasa deferentia setzen mit sehr engem Lumen und mit secretorischer Wandung an die in ihren distalen Abschnitten also paa-



Abb. 3. Proximales Ende der Gonade im Frontalschnitt (vgl. Abb. 1).

rigen Hoden an. Auch die Ovarien von *Sapphirina* und *Copilia* sind so zu beurteilen. Hier ist übrigens der unpaare Abschnitt außerordentlich reduziert.

So sind auch bei *Eucalanus* die rechtwinklig an den unpaaren Gonadenteil ansetzenden Schenkel noch zum Ovarium selbst zu rechnen, die ohne scharfe Abgrenzung in die Oviducte übergehen.

Obgleich in den vorliegenden Mitteilungen die Chromosomenverhältnisse nach Möglichkeit übergangen werden, möchte ich doch auf ein durch ihre Chromosomenform auffallendes Oogonienstadium aufmerksam machen. Wie fast allgemein bei den Copepoden, besitzen auch bei *Eucalanus* die prophasischen Oogonienchromosomen eine Querkerbe und repräsentieren sich, wenn der Metaphasenspalt vorhanden

ist, als vierteilig (tedradenförmig). In Abb. 4 ist eine solche Oogonie abgebildet. Da in diesem als späte Prophase zu bezeichnenden Stadium die Chromosomen häufig in gleichmäßiger Weise durch den Kernraum verteilt sind, so daß ein Bild entsteht, das stark an die Diakinese vor der ersten Reifeteilung erinnert, hat man derartige Kerne auch als deutodiakinetisch (KRIMMEL 1910) bezeichnet. Die Zahl der Chromosomen war genau nicht zu ermitteln. Sie liegt zwischen 20 und 30 diploid. Meine Auffassung der Querkerbe, speziell bei den Copepoden, habe ich 1925 (S. 616–626) ausführlich präzisiert und brauche sie hier nicht zu wiederholen. Kein einwandfreier cytologischer Befund ist seither irgendwo gemacht worden, der dafür spräche, die Querkerbe als Zeichen einer stattgehabten Metasyndese (Telosynapsis) anzusehen. Außerdem würden die Konsequenzen einer solchen Auffassung zu einer Preisgabe der Chromosomenindividualität, dieses Grundpfeilers der Chromosomentheorie der Vererbung, führen, wozu sich heute wohl kein Cytologe herbeilassen dürfte.

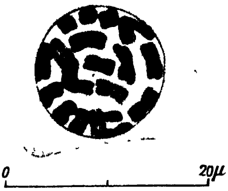


Abb. 4. Oogonie mit tetradenförmigen Chromosomen (»Deutodiakinese«).

IV. Die Struktur der Oocyten.

Voranschicken möchte ich der Schilderung des Eibaues von *Eucalanus*, daß ich unter Chromatin hier mit BOVERI (1904) und neuerdings BĚLAŘ (1928) diejenige Substanz verstehe, »die sich bei der Mitose in Chromosomen umwandelt«. Farberisch kann sich diese Substanz ganz verschieden verhalten, wie dies besonders wahrend der Oogenese zu beobachten ist, wo zwischen zwei basophile Phasen häufig eine Phase ausgesprochener Affinität zu sauren Farbstoffen eingeschoben ist. Es können ja selbst ausdifferenzierte Chromosomen unter Umständen jeder Affinität zu basischen Farbstoffen entbehren, trotzdem bestehen sie aus Chromatin nach der obigen morphogenetischen Definition. Nach dieser Vorbemerkung kann unmittelbar in die Besprechung der speziellen Befunde eingetreten werden.

1. Dotterkern und Chondriom.

Wir müssen die Beschreibung der Genese und Metabolie des Dotterkerns mit den Oogonien beginnen, denn bereits hier am Anfangspunkt der Oogenese überhaupt lassen sich im Plasma Strukturen nachweisen, die später als Dotterkern in Erscheinung treten. Auch MOROFF hat,

wie schon einleitend erwähnt, bei seinem Material in den Oogonien außerhalb des Kernes »Chromatinkörnchen« aufgefunden, die aus den Kernen austreten sollen. Untersuchen wir nun, um was es sich bei diesen Chromatinkörnchen MOROFFS eigentlich handelt. Abb. 5 stellt bei sehr starker Vergrößerung vier Oogonien dar. Zunächst sind sie — entgegen MOROFF — durch distinkte Zellgrenzen voneinander geschieden. Die Kerne sind als reich an basisch sich färbender Substanz zu bezeichnen. Sie besitzen Nucleolen mittlerer Größe, die schwach basophil sind und im Innern noch weniger stark sich anfärbende Vacuolen enthalten. Im Cytoplasma sämtlicher Oogonien liegen rundliche, ovale oder bohnenförmige Körper, ebenfalls schwach basophil, mit ebensolchen wesentlich helleren Vacuolen. Diese cytoplasmatischen

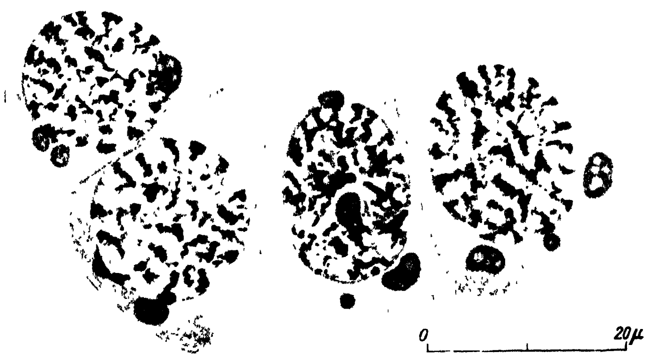


Abb. 5. Oogonien mit Plasmanucleolen und Nucleolenaustritt (links oben).

Einschlüsse sind strukturell und färberisch von den Nucleolen nicht zu unterscheiden. Die Bilder zeigen mit aller wünschenswerten Deutlichkeit, daß es sich dabei um Nucleolen handelt, die aus den Oogonienkernen austreten. Dargestellt findet sich dieser so viel umstrittene Vorgang in Abb. 5 (Zelle links oben) bei einer Oogonie und auf Taf. 3, Abb. 8 für eine soeben in das Keimbläschenstadium übergehende Oocyte I. Bei Eisenhämatoxylinfärbung wird die Art des Austrittes nicht deutlich, da die Nucleolen sich zu stark schwärzen und man über das Verhalten der Kernmembran keinen Aufschluß gewinnen kann. Bei Anwendung von Hämatoxylin nach EHRLICH z. B. erhält man jedoch einen Einblick in die feineren Verhältnisse des Austrittsvorgangs.

Bis auf den heutigen Tag hat man sich nicht allgemein von der Tatsächlichkeit eines solchen regelmäßigen Nucleolenaustrittes überzeugen können. So schreibt BĚLAŘ (1928): »Die immer wieder auf-

tauchenden Angaben über Nucleolenemission vor der ersten Reifungsteilung sind mit derselben Skepsis zu betrachten, wie die über Chromatinemission«, welch letztere in keinem Falle als sicher nachgewiesen ist. Auch G. HERTWIG äußert sich ganz neuerdings (1929) sehr vorsichtig: »Sicher laßt sich sagen, daß eine Abgabe größerer geformter Bestandteile aus dem Kern, wenn überhaupt, so doch nicht häufig ist und nur auf besondere Fälle (Drüsenkerne, Eizellkerne) beschränkt ist.« Immerhin führt er eine Reihe von Arbeiten an (SCHREINER 1917, MAZIARSKI 1910, JÖRGENSEN 1913), in denen er den Nachweis eines solchen Austrittes geformter Substanzen für erbracht hält, will aber dem Vorgang keine allgemeinere Bedeutung zuerkennen. Von den diesbezüglichen ebenso zahlreichen wie weit verstreuten Angaben aus neuerer Zeit mögen hier neben den schon erwähnten diejenigen von v. KEMNITZ (1912), GATENBY (1922), LUDFORD (1922), KREMER (1924), GARDINER (1927), MC KATER (1928), KOCH (1928), BEAMS und WU (1929) und NATH und METHA (1929) erwähnt werden, in denen auf das Bestimmteste der Austritt von Nucleolen aus dem Kern behauptet wird.

Ein Vergleich meiner Befunde mit den von HERTWIG (1929) noch skeptisch beurteilten Agaben von KOCH (1928) zeigt, daß der von letzterem Autor an den Oocyten von *Tegeneria* (vgl. KOCH, l. c., Abb. 20a bis c) beobachtete Vorgang des Nucleolenaustrittes bis in Einzelheiten den mir für marine Copepoden vorliegenden Bildern gleicht. Wie KOCH schreibt, »findet ein ganz allmähliches Durchschmelzen eines Nucleolus durch die Kernmembran statt«. Letztere bleibt dabei, soweit sichtbar, völlig intakt. Die mehrfach diskutierte Möglichkeit einer Perforation der Kernmembran fällt bei *Tegeneria* wie auch bei *Eucalanus* fort, denn wie Abb. 5 und besonders schön Abb. 8 (Taf. 3) zeigen, ist die Kernmembran innerhalb der zur Hälfte »durchgeschmolzenen« Nucleolen noch erkennbar. In Abb. 8 (Taf. 3) kann dabei noch sehr schön die unterschiedliche Farbreaktion der diesseits und jenseits der Kernmembran liegenden Nucleolenteile demonstriert werden. Die im Plasma befindlichen Teile zeigen eine sehr starke Basophilie, wohl im Zusammenhang stehend mit der allgemeinen starken basischen Färbbarkeit des Oocytenplasmas dieses Stadiums, während der noch im Eikern befindliche Teil hellblau erscheint.

Zu dem Problem, wie die physikochemischen Vorgänge (vgl. besonders v. KEMNITZ 1912) bei diesem Durchtritt zu denken sind, möchte ich mir meine Stellungnahme vorbehalten. Daß Nucleolen auch auf andere Weise in das Plasma gelangen können — von den einige Zeit persistierenden »Metanucleolen« (HAECKER) vieler Mitosen abgesehen —,

haben neuerdings die Befunde von EGGERT (1929) an den Eiern von *Salarias flavo-umbrinus* RUPP ergeben. Hier zeigen die Kerne der Oocyten parapodienartige Fortsätze, in denen Nucleolen liegen können. Diese Fortsätze schnüren sich ab, so daß die Nucleolen, von Kernmembran umgeben, die späterhin aufgelöst wird, im Eiplasma liegen. EGGERT[1] hat diesen Vorgang bei *Gobius* spec. auch am lebenden Ei beobachten können. Kommt demnach also ein andersartiger Durchtritt von Nucleolen als beispielsweise der bei *Tegeneria* und der soeben für *Eucalanus* beschriebene zweifellos vor, so schließe ich mich gegenüber den Angaben einer Perforation der Kernmembran der von G. HERTWIG (1927)ausgesprochenen Meinung an: »Für die Zeit der Kernruhe mit intakter Kernmembran scheint mir dagegen eine Diffusion gelöster Stoffe durch die semipermeable Kernmembran erheblich wahrscheinlicher und viellicht sogar der einzige Weg zu sein, auf dem eine wechselseitige Beeinflussung der beiden Teilsysteme Kern und Cytoplasma vor sich geht.«

Eine weitere Diskussion dieser Frage liegt nicht in meiner Absicht. Beschränken wir uns auf das tatsächlich Beobachtete, so ist also festgestellt, daß in der Vermehrungszone des Ovariums ein Nucleolendurchtritt bei intakt bleibender Kernmembran stattfindet. MOROFF hat zweifellos dieser Vorgang vorgelegen. Seine Annahme, daß die fraglichen Körper vom Spirem geliefert würden, hat sich als nicht zutreffend erwiesen. Die »Längsspaltung«, die sich noch vom Spirem herleiten soll, dürfte sich einmal durch die häufig reihenweise Anordnung von Vacuolen, andererseits aber durch das Durchscheinen der weniger färbbaren »Grundsubstanz« der Nucleolen erklären lassen.

Verfolgen wir nun das Schicksal der ausgetretenen Nucleolen. Die am weitesten proximal gelegenen Oogonien besitzen die meisten, ihre Häufigkeit nimmt proportional der Annäherung an die beiden Synapsiszonen ab. Die Kontraktionsstadien zeigen nur in Ausnahmefällen und dann sehr kleine Plasmanucleolen, die im Diplotänstadium wieder häufiger werden und an Zahl und Größe mit Beginn der Ausbildung der Keimbläschenstruktur weiter zunehmen, wobei noch zu bemerken ist, daß sie jetzt fast immer als flache, im Schnitt bohnenförmige Gebilde der Kernmembran aufliegen, während sie bei den Oogonien oft im Cytoplasma verteilt sind. Bei Vergleich von Abb. 5 mit Abb. 3 (Taf. 2) wird dies Verhalten deutlich. Die Abnahme der Häufigkeit mit dem Vorschreiten der Oogenese bis zum Synapsisstadium ist

[1] Nach freundlicher mündlicher Mitteilung.

durch ein Absinken und endlich gänzliches Aufhören der secretorischen Tätigkeit der Kerne zu erklären. Die ausgestoßenen Nucleolen verfallen in diesem Abschnitt der Oogenese einer Auflösung, wie sich nicht nur aus ihrer geringen Zahl bei älteren Oogonien und den präsynapsischen Oocyten schließen läßt, sondern es spricht dafür auch die direkte Beobachtung. Bei den oogonialen Mitosen erfolgt eine ganz unregelmäßige Verteilung der Plasmanucleolen, wie Abb. 1 (Taf. 2) zeigt. Nebenbei sei zu dieser Figur bemerkt, daß die Chromosomen auch hier den »Tetraden«bau erkennen lassen und daß sie genau den von mir 1924 (Taf. 1, Abb. 12, 13, Taf. 3, Abb. 68) gegebenen Bildern entsprechen.

Bei den postsynaptischen Oocyten beginnt, wie erwähnt, der Nucleolenaustritt aufs neue, und es ist zunächst ein Unterschied im Austrittsmodus gegenüber den Oogonien nicht feststellbar. Die Nucleolen treten als Ganzes durch die Kernmembran hindurch, ohne daß diese dabei eine sichtbare Veränderung erleidet. Diese Vorgänge dauern an bis zu einem Stadium in der Entwicklung der Oocyten, das durch die Abb. 4 (Taf. 2) und 8 (Taf. 3) wiedergegeben wird. Besonders die Abb. 4 (Taf. 2) gibt eine Vorstellung des für *Eucalanus* charakteristischen Dotterkerns, wie dieses mit den Plasmanucleolen homologe und sich von ihnen herleitende Gebilde nunmehr bezeichnet werden muß.

Schon auf jüngeren Stadien, als das auf Abb. 4 (Taf. 2) dargestellte, läßt sich feststellen, daß es zu einer Verschmelzung von nebeneinander dem Kern aufliegenden Nucleolen kommt. In Abb. 3 (Taf. 2) ist dieser Vorgang dargestellt. Gleichzeitig mit diesem Confluieren erfolgt ein weiterer höchst wichtiger Vorgang: die Herausbildung zweier unterschiedlicher Substanzen innerhalb des vorher bis auf die schwächer färbbaren Vacuolen einheitlichen Dotterkerns.

Das Resultat ist eine homogen erscheinende, schwach sich färbende Grundsubstanz und sehr zahlreiche, nur mit Eisenhämatoxylin gut darstellbare und dann sehr stark sich färbende Granula von rundlicher, zum Teil aber auch unregelmäßiger Gestalt, die die Grundsubstanz völlig durchsetzen, in älteren Stadien der Grundsubstanz häufig nur aufgelagert sind. Während dieser Differenzierung innerhalb der Dotterkerne platten sich diese ab, breiten sich entsprechend auf der Kernoberfläche aus, und es entstehen so kappenartige Gebilde, wie aus den Abb. 4—6 (Taf. 2) ersichtlich ist. Dabei ist in Abb. 4 rechts ein Flachschnitt eines Dotterkerns zu sehen. Ein Vergleich desselben mit den übrigen, quergeschnittenen Kernen vermittelt eine genügende Vorstellung von Aussehen und Struktur der Dotterkerne. Ein Großteil

der Kernoberfläche kann von ihnen eingenommen werden, und im Maximum ist das Keimbläschen von einer lückenlosen Dotterkernhülle umschlossen. Dabei ist vorerst eine Bevorzugung einer bestimmten Seite noch nicht zu konstatieren.

Eine breite Zone im Oviduct ist von Eiern in diesem Stadium eingenommen, das demnach eine längere Zeit ohne erkennbare Veränderungen bestehen bleiben dürfte und außerdem in der Entwicklung des Dotterkerns einen gewissen Abschluß bedeutet.

Die wesentlichen Vorgänge waren bis zu diesem Stadium: Nucleolenaustritt, Confluieren der benachbarten ausgetretenen Nucleolen, Differenzierung der so entstandenen Dotterkerne in eine Grundsubstanz und eine diese durchsetzende Granulamasse.

Diese Granula repräsentieren das Chondriom, das als Teil oder Derivat des Dotterkerns in letzter Linie aus dem Kern stammt, und zwar vom Nucleolenapparat desselben. Mit Hirschler (1916) können wir sagen, »daß die granulaförmigen Mitochondrien und die Dotterkerne gemeinsamen Ursprungs sind«.

Bevor die Beschreibung des weiteren Verhaltens von Dotterkern und Chondriom fortgesetzt wird, mögen kurz einige Daten aus der Literatur zum Vergleich herangezogen werden, die mit den hier dargelegten Befunden in bemerkenswerter Weise parallel laufen. Sehen wir uns zunächst die Angaben Moroffs an, so hat auch er die Differenzierung des Dotterkerns beobachten können: »Der Dotterkern besteht aus einzelnen, an Größe etwas variierenden Chromatinkörnchen, welche in einer sich gleichmäßig schwach färbenden Grundsubstanz (Plastin) eingebettet sind.« Die Abbildungen Moroffs lassen jedoch von dieser Struktur nichts erkennen. Der Dotterkern scheint mir ebenso wie auch die Keimbläschenstruktur durch die Fixierung stark entstellt.

Besonders interessant ist ein Vergleich des Dotterkerns von *Eucalanus* mit den Befunden, die Hirschler (1916) an *Ciona intestinalis* und einigen anderen Tunicaten machen konnte. Auch hier sind der Dotterkern und die granulaförmigen Mitochondrien gleichen Ursprungs, die Elaboration einer Grundsubstanz und des hier oberflächlich gelagerten Chondrioms erfolgt in ähnlicher Weise. Die Dotterkerne repräsentieren sich zunächst bei Biondi-Färbung (auch nach Carnoy-Fixierung) als kompakte rote Körper, die der Kernmembran direkt aufsitzen. Es differenziert sich eine Grundsubstanz und eine Rindenschicht, die dann in Granula — das Chondriom — zerfällt, die ins Plasma abwandern. Beim ersten Erscheinen ist der Dotterkern dem Chondriom tinktiorell

gleich. Obwohl HIRSCHLER an einen genetischen Zusammenhang zwischen Kern und dem gemeinsam entstandenen Dotterkern (Mitochondrienkörper) — Chondriom nicht glaubt[1], so spricht er sich doch dahin aus, daß diese Gebilde »zu den Zellkernen in eine sehr intime topographische und wahrscheinlich auch physiologische Beziehung (Aufnahme von Kernsubstanzen...) treten«. Von Bedeutung dürften in diesem Zusammenhang auch die neuerdings von SAGUCHI (1927) mitgeteilten Beobachtungen an explantierten Geweben des Hühnerembryos sein. SAGUCHI beschreibt hier das sichtbare Ausströmen von Nucleolarsubstanz aus dem Kern in das Cytoplasma, wo sie sich zum Chondriom umbildet. Auch die Untersuchungen von WASSERMANN (1920) an Zellen junger Keime von *Pisum sativum* können hier angeführt werden, die ebenfalls für die Auffassung sprechen, daß das Chondriom auf den Kern zurückgeführt werden kann. Die Herkunft des Dotterkerns aus dem Keimbläschen, die besonders in älteren Arbeiten, so von LEYDIG (1888), HENNEGUY (1893), BALBIANI (1883, 1893) u. a. immer wieder behauptet wurde, stehen zahlreiche Untersuchungen neueren Datums entgegen. Eine Diskussion dieser Frage würde hier zu weit führen, und es kann um so eher darauf verzichtet werden, als von KOCH (1928) ein zusammenfassendes Referat über das Dotterkernproblem in Aussicht gestellt worden ist. Wiederholt sei jedoch, daß für *Eucalanus* die nucleoläre Herkunft des Dotterkernkomplexes feststeht.

Die in den nun folgenden Stadien eintretenden Veränderungen des Dotterkerns lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: 1. Es beginnt ein mehr und mehr zunehmendes Abwandern von Plastosomen vom Dotterkern in das Eiplasma. 2. Gleichzeitig findet ein Ersatz der Plastosomen durch Zuwanderung aus dem Kern statt. Bereits in Stadien, die durch die Abb. 5 und 6 (Taf. 2) repräsentiert werden, treten im Plasma abgewanderte Plastosomen auf. Bei etwas älteren Eiern kann man auch ein gruppenweises Abwandern konstatieren. In Abb. 7 (Taf. 2) ist dies im Anfangsstadium zu sehen, und es kann so ein Teil des Dotterkernkomplexes ohne Zusammenhang mit dem Kern im Ooplasma liegen. Von Interesse sind auch hier die MOROFFschen Bilder, besonders für *Paracalanus*, wo auch ein Loslösen des Dotterkerns vom Eikern erfolgt. Ein solcher Fall ist für *Eucalanus* in Abb. 9 (Taf. 3) dargestellt, wo auf der linken Seite des Keimbläschens deutlich der abgelöste Dotterkern erkennbar ist. Bei noch älteren Eiern sind die Plastosomen durch das ganze Plasma

[1] FLODERUS (1896) gibt ebenfalls für Tunicaten an, daß der Dotterkern aus Nebennucleolen, die aus dem Kern ausgewandert sind, gebildet wird!

verteilt. Die Dotterkerngrundsubstanz ist verschwunden, eine Anzahl Plastosomen liegt der Kernmembran noch an. Abb. 6 zeigt diesen Zustand. Mit Beginn der Verteilung der Plastosomen setzt auch die Dotterbildung ein, die proportional der Auflösung des Dotterkerns und seiner Bestandteile fortschreitet. Erwachsene Eier mit voll ausgebildetem Deutoplasmabestand zeigen weder vom Dotterkern noch von den Plastosomen eine Spur. Diese Strukturen dürften im Zusammenhang mit der Dotterbildung ihre Existenz eingebüßt haben.

Der Prozeß der Dotterbildung selbst bleibt in diesen Untersuchungen unberücksichtigt, da die Zahl der Tiere mit ausgereiften Eiern nur gering war und *Eucalanus*, wie die Copepoden uberhaupt, hierfür kein günstiges Objekt darstellt. Den Stand der Frage der Dotterbildung, die zu den ungeklartesten Problemen der Cytologie gehört, charakterisiert am besten ein Wort Wilsons (1925): »In spite of numerous researches on the yolk-formation, extending over a period of more than fifty years, the subject still remains in so confused a state, that all statements in regard to it must be made with considerable reserve.«

Wie oben schon bemerkt wurde, findet ein Ersatz der abwandernden Plastosomen aus dem Kern statt, der sich mehr und mehr abnehmend bis gegen das Ende der Dotterbildung nachweisen läßt. Wie geschieht nun der Ersatz? Von Stadien wie Abb. 5 (Taf. 2) und 9 (Taf. 3) ab ist es nie

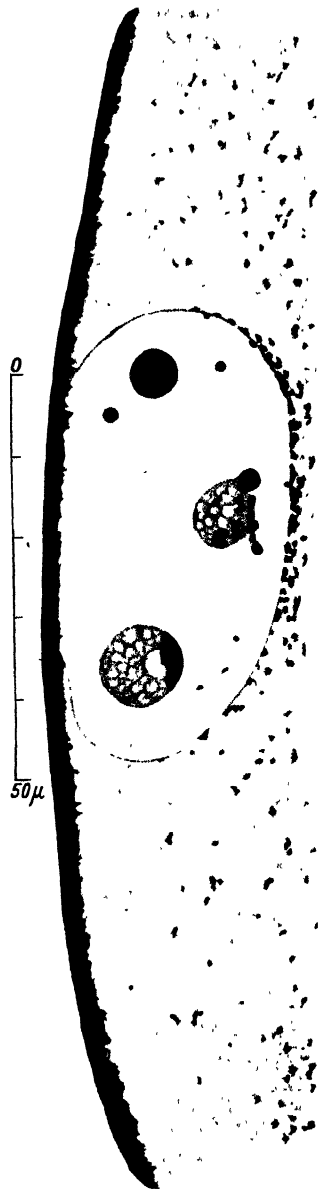


Abb. 6. Oocyte im Stadium beginnender Dotterbildung. Definitive Abwanderung des Chondrioms und Verteilung im Cytoplasma. Ausgeprägte Polarität. Nucleolenknospung.

gelungen, den sonst so häufigen Durchtritt großer Nucleolen festzustellen. Während aber bis zu dieser Zeit die Nucleolen, besonders auch die auswandernden, stets als rundliche, mit glatter Kontur versehene Körper erscheinen, die sich mit Eisenhämatoxylin einheitlich tiefschwarz tingieren[1], abgesehen von helleren Vacuolen, tritt nunmehr eine sehr auffallende Veränderung der Nucleolenstruktur auf. Es kommt im Innern zu einer Scheidung zweier Substanzen, einer hellgrauen, die noch hellere Vacuolen enthält und die man auch als Grundsubstanz bezeichnen kann, und einer stark sich schwärzenden Substanz, meist rundliche Körper bildend und dann innerhalb der Nucleolen gelegen, oder oft auch unregelmäßig gestaltet, dann gewöhnlich oberflächlich gelegen. Die Abb. 6 (Taf. 2) und Abb. 6 zeigen derartig strukturierte Nucleolen. Man trifft sehr häufig in den Schnittserien Bilder an, die mit Sicherheit auf ein Abspalten der dunklen Nucleolenteile schließen lassen. Es findet demnach eine Nucleolenknospung statt. Besonders Abb. 6 zeigt diesen Vorgang. Die Bilder erinnern an die auch am lebenden Objekt beobachteten Pulsationserscheinungen[2] der Nucleolen. Die Größe der abgestoßenen Teilnucleolen kann sehr verschieden sein, wie ebenfalls Abb. 6 erkennen läßt. Meist handelt es sich nur um sehr kleine Partikel. Weiterhin ist zu konstatieren, daß sie sich der Kernperipherie nähern und sich der Membran dicht anlegen. Wohl ist häufig absolut sicher zu entscheiden, ob ein Partikel noch innerhalb oder schon außerhalb des Kernes gelegen ist, sehr oft ist es dagegen bei der Kleinheit der Partikel unmöglich, diesen Entscheid zu treffen. Mit Bestimmtheit aber — dafür spricht die luckenlose Serie aller Stadien — treten diese von den Nucleolen abgetrennten Körperchen aus dem Keimbläschen aus und sind dann von den Plastosomen nicht zu unterscheiden. Da sie sich fernerhin, wie beschrieben, genau wie diese verhalten, so dürften sie mit ihnen identisch sein. Auch nach Moroff macht der Nucleolus eine Reihe morphologischer Veränderungen durch, welche auf einen Tätigkeitszustand hindeuten. Es bilden sich Auswüchse, die sich als kleine Nucleolen ablösen und weiter in Körnchen verfallen. Über das weitere Verhalten dieser Körnchen werden keine Angaben gemacht.

Wir können somit in dem Gesamterscheinungskomplex des Dotterkerns zwei Phasen unterscheiden: in der ersten Phase treten große Nucleolen in das Plasma über, und die Elaboration des Chondrioms erfolgt außerhalb des Kerns. In der zweiten

[1] Über die Affinitat zu anderen Farbstoffen siehe unten.

[2] So z. B. schon von Haecker (1893) beim *Echinus*-Keimblaschen.

Phase, die durch die Abwanderung der Plastosomen in das Eiplasma charakterisiert ist, findet eine weitere Ausarbeitung von Plastosomenmaterial innerhalb von intranucleären Nucleolen statt, das von diesen unter knospungsartigen Vorgängen abgestoßen wird und aus dem Keimbläschen austritt, so daß bis zum Abschluß der Dotterbildung ein dauernder Nachschub von Plastosomen besteht.

Mit beendeter Dotterbildung, mit dem Verschwinden des gesamten Dotterkernchondrioms hört auch jede diesbezügliche Tätigkeit der Nucleolen auf. Die letzteren erscheinen dann in HEIDENHAIN-Präparaten einförmig grau mit helleren Vacuolen, einige sind kaum noch wahrnehmbar. Alle haben an Größe bedeutend abgenommen. Man gewinnt durchaus den Eindruck, daß sie am Ende ihrer Tätigkeitsperiode angelangt sind. Die wiederholte Durchsicht meines Materials führte auch bei vorsichtigster Beurteilung stets zu der gleichen, soeben dargestellten Auffassung. Die Beobachtungen, die in allen Einzelheiten (Altersstadium, Zustand des Dotterkernchondrioms, Nucleolentätigkeit) auf das beste miteinander harmonieren, werden so in einen sinnvollen Zusammenhang gebracht, der, wenn er auch erst durch die Lebendbeobachtung endgültig zu beweisen ist, doch ein sehr hohes Maß von Wahrscheinlichkeit besitzt, zumal auch von anderer Seite an anderem Material (vgl. die oben zitierte Literatur) Hinweise erbracht sind, die in der gleichen Richtung liegen. Trotzdem halte ich die vorsichtige Äußerung WASSERMANNS (1929): »Jedoch sind die Tatsachen, die man gegenwärtig für eine Entstehung der Plastosomen aus dem Kern anführen kann, noch wenig gesichert«, für durchaus noch am Platze.

Am Ende der Schilderung des Dotterkerns von *Eucalanus* angelangt, sei entgegen MOROFF nochmals betont, daß eine erkennbare Beziehung irgendwelcher Art des Dotterkerns zu dem Chromatin ausgeschlossen ist, daß einzig und allein der Nucleolarapparat die Materialien für den Komplex Dotterkern-Chondriom liefert. In den Eiern der Copepoden existieren keine »Chromidien«, die ihre Entstehung vom Spirem aus nehmen.

Sicherlich spielen so die Nucleolen der Keimbläschen von *Eucalanus* und damit der marinen Copepoden im Zellgeschehen eine nicht unbedeutende Rolle. Dafür sprechen auch die in Abb. 7 zur Darstellung gebrachten Strukturen. In mit Sublimat-Eisessig nach PETRUNKEWITSCH und Hämatoxylin nach DELAFIELD behandelten Präparaten, und nur in diesen, treten stets in einem bestimmten Altersstadium, wie dies

durch Abb. 7 repräsentiert wird, sehr stark basophile Körnchen und netzartige Gebilde, die sich deutlich von allen anderen Kernstrukturen abheben, auf, die immer an einen oder auch mehrere der größten Nucleolen gebunden erscheinen. Sie können diesem direkt anliegen, dann sind es meist einzelne Körnchen, es kann aber auch ein Nucleolus von einem basophilen Netz völlig umschlossen werden. Das Netz liegt dann dem Nucleolus nicht direkt an, die Maschen können weit sein, in vielen

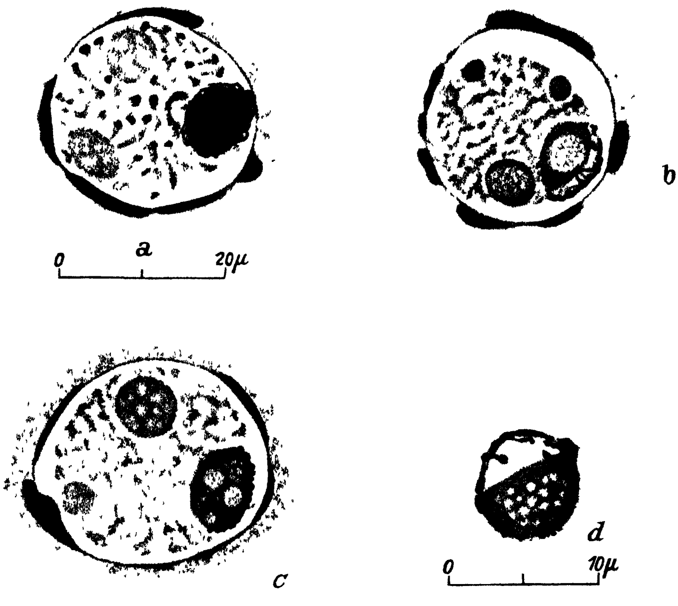


Abb 7. Auftreten einer netzartigen, chromatophilen Substanz an den größten Oocytennucleolen.

Fällen aber sind sie eng wie in dem Fall Abb. 7a. Dem Habitus nach sehen diese Strukturen gewissen Erscheinungsformen des Golgi-Apparates sehr ähnlich.

Eine Betrachtung der Abb. 7a—c lehrt, daß ihre Ausbildung zweifellos im Zusammenhang mit dem Nucleolus erfolgt. Dabei scheint in c ein junges, in a ein älteres Stadium vorzuliegen; d zeigt einen isolierten Nucleolus bei starkerer Vergrößerung. Er ist dadurch bemerkenswert, daß ein Teil sich in eine homogen erscheinende, sich nur ganz schwach färbende Substanz umgewandelt hat, an deren Randern die rätselhaften basophilen Strukturen besonders dicht gelagert sind. Auch in b ist diese homogene Substanz zwischen Nucleolus und basophiler Substanz zu sehen. Darüber, wie der Zusammenhang dieser

drei Komponenten Nucleolus, homogene und basophile Substanz zu denken ist, läßt sich nichts Näheres aussagen. In späteren Stadien tritt die basophile Substanz nicht mehr auf, sie ist also an eine kurze Periode der Oogenese — für den Beginn der Ausbildung der Innenkernstruktur (siehe unten) — beschränkt. An eine Deutung kann natürlich nicht gedacht werden. es ist hier nur wieder ein Hinweis gegeben auf die rege Tätigkeit, die der zweifellos sehr komplexe Nucleolarapparat während des Wachstums der Oocyten entfaltet.

Es ist nun abschließend noch notwendig, kurz das Verhalten des Chromatins selbst während der betrachteten Phase der Oogenese zu behandeln, da Moroff immer wieder die Beziehungen des Spirems zu seinen Chromidien behauptet hat.

Es ist für die Wachstumsstadien der Eier zahlreicher Tiergruppen sehr charakteristisch, daß das Chromatin mit fortschreitendem Wachstum seine Affinität zu basischen Farbstoffen mehr und mehr einbüßt und gegen Ende des Eiwachstums als ausgesprochen acidophil zu bezeichnen ist. während das Ooplasma sich nahezu umgekehrt verhält und im Stadium maximaler Kernacidophilie stark basisch sich tingiert. Mit dem Beginn der Ausdifferenzierung der Chromosomen der ersten Reifeteilung schlagen dann die Reaktionen wieder um. Man kann so für das Plasma von einem primären oxyphilen. einem basophilen und einem sekundären oxyphilen Stadium reden. Hirschler (1916) hat diese Verschiedenheit der Plasmachromasie mit bestimmten Zuständen des Golgi-Apparates parallelisiert. Über den Golgi-Apparat der Copepoden ist bisher nichts bekannt geworden, doch hoffe ich in einer der nächsten Mitteilungen nähere Angaben darüber machen zu können.

Der Chromasiewechsel ist, wie bekannt, besonders von Jörgensen und Schaxel eingehend studiert worden. Wie er sich bei den marinen Copepoden darstellt, zeigen die in Abb. 8—11 (Taf. 3) dargestellten Stadien bei Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield und Eosin.

Schon bei ganz jungen Oocyten des Diplotänstadiums zeigen sich im Kern mit fortschreitender Auflockerung der Gemini mehr und mehr acidophile Granula, die bis zur Ausbildung der Keimbläschenstruktur sich stark vermehren. während die basophile Komponente der Chromosomen sich allmählich der Wahrnehmung bis auf wenige Granula ganz entzieht, und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sie von dem basophilen Zustand in einen acidophilen übergegangen ist. Man kann stets, besonders auch in späteren Stadien, mehr oder weniger deutlich die Windungen der nunmehr fast ganz acidophilen Chromatinfäden ver-

folgen (vgl. besonders Abb. 10 [Taf. 3]). Näheres über diese Vorgänge, die hier nur angedeutet zu werden brauchen, findet man besonders bei Jörgensen (1913). Hier sei nur noch darauf hingewiesen, daß in bestimmten Stadien mit Eisenhämatoxylin das Chromatin nur als ganz schwach graue granulöse Substanz sich darbietet, während alles Dotterkern- bzw. Chondriommaterial intranucleär und zunächst auch extranucleär sich stark schwärzt und daß, wie alle Bilder einwandfrei zeigen, hier kein Zusammenhang mit dem Chromatin besteht.

Eine Erscheinung, die hier noch interessiert und die besonders dafür spricht, daß auf den späteren Stadien des Eiwachstums ein Chromatinaustritt im Sinne Moroffs nicht statthat, ist die Ausbildung eines »Innenkerns«. Das Eiwachstum ist ja besonders gekennzeichnet durch eine im Zusammenhang mit dem Plasmawachstum und der Deutoplasmabildung stehende enorme Zunahme des Kernvolumens. Dieser Volumzunahme folgt nun der Kerninhalt bei manchen Tieren nur bis zu einer gewissen Grenze. Wird diese überschritten, so bleibt der »geformte« Kerninhalt auf dem erreichten Ausbreitungsstadium stehen, während die Kernmembran durch die andauernde osmotische Flüssigkeitsaufnahme des Keimbläschens sich löslöst. Es bildet sich so zwischen den nun central gelegenen Kernstrukturen und der Keimbläschenmembran eine sich ständig vergrößernde acidophile Zone, die keine geformten Bestandteile enthält. Es ist ein Innenkern entstanden. Wassermann hat ganz kürzlich (1929) eine derartige Innenkernbildung bei den Oocyten von *Asplanchna priodonta* beschrieben. Er spricht von einer »Störung der Anpassung des Kerninhaltes an das Keimblaschenvolumen«. »Bis zu einem gewissen Grade ist das Gerüst mitgegangen, wenn aber darüber hinaus der Kern als osmotisches System weiter funktioniert, dann folgt das Gerüst der erhöhten Anforderung nicht mehr, sondern zieht sich von der Membran zurück.« Es dürfte sich jedoch weniger um ein Zurückziehen des Gerüstes, als um ein Abheben der Kernmembran von demselben durch die aufgenommenen Flüssigkeitsmengen handeln. Übrigens unterliegt bei *Eucalanus* der Innenkern auch späterhin noch einer geringen Ausdehnung.

Auf Taf. 3 ist der Innenkern von *Eucalanus* in seinen Hauptphasen dargestellt. Abb. 8, schon mehrfach wegen des Nucleolendurchtrittes erwähnt, zeigt das ganze Keimbläschen noch vollständig von dem »Gerüst« erfüllt. Der Verlauf einzelner schon stark acidophiler Chromosomen ist noch nachweisbar. In Abb. 9 ist die Innenkernbildung schon sehr deutlich, in Abb. 10 hat sie das Maximum erreicht. Die Basophilie ist fast vollständig verloren gegangen, die Nucleolen liegen alle im Innen-

kern. Das Plasma nimmt in diesen Stadien ganz besonders stark basische Farbstoffe auf. Es behält diese Basophilie dauernd bei, letztere sinkt später jedoch bei der Ausbildung des Dotters und der Reifung des Eies etwas ab, bleibt aber deutlich.

Es haben sich nie Andeutungen dafür gefunden, daß zwischen Kernmembran und Innenkern chromatische Substanz vorhanden sein könnte, und sei dies auch nur vorübergehend, etwa um an die Kernwand und ins Plasma zu gelangen. Gerade in der Innenkernstruktur scheint mir ein besonders wichtiger Hinweis dafür gegeben zu sein, daß eine Chromatinauswanderung nicht erfolgt. Wohl aber trifft man Nucleolarsubstanz in der Zwischenzone an.

Wie weit die Innenkerne bei den marinen Copepoden verbreitet sind, ist unbekannt. Die Moroffschen Bilder sind zu stark entstellt, als daß sie ein Urteil in dieser Frage zuließen. *Eucalanus* zeigt den Innenkern auch in den lebenden Eiern (siehe unten). Bei den Süßwassercopepoden ist ein Innenkern nicht gefunden worden, trotz der oft enormen Größe, die hier die Keimbläschen erreichen können (z. B. bei *Diaptomus salinus* v. Daday).

Von Interesse ist nun noch die Frage, wie aus dem so eigenartig gebauten Keimblaschen die Richtungsspindel entsteht. Mit dem Beginn der Rückdifferenzierung der Gemini aus dem lockeren acidophilen in den kondensierten basophilen Zustand, erfährt der Innenkern eine sehr starke Verkleinerung seines Volumens. Die Zwischenzone nimmt eine feinschaumige Struktur an. Die sich abspielenden Veränderungen werden aus einem Vergleich von Abb. 10 und 11 (Taf. 3) ersichtlich. Die bivalenten Chromosomen erscheinen am Schluß dieses Vorganges als Doppelstabchen mit keulenförmigen Enden, wie dies für die Copepoden so charakteristisch ist. Die Spindelbildung erfolgt nun nicht, wie man vielleicht anzunehmen geneigt wäre, auf der Grundlage des Innenkerns, sondern es bildet sich zunächst ein typisches Diakinesestadium aus. Dabei verfallen die restierenden Nucleolen einer schnellen Auflösung, und die Chromosomen werden in gleichmäßiger Weise durch den ganzen Kernraum verteilt. Von dem ehemaligen Innenkern ist dann keine Spur mehr zu entdecken. Die Zahl der Gemini schwankt zwischen 12 und 15, was der zwischen 20 und 30 liegenden und fur die Oogonien angenommenen Diploidzahl entspricht. Die erste Richtungsspindel bildet sich innerhalb des wieder völlig einheitlichen Keimbläschens, dessen Membran gleichzeitig verschwindet. Es resultiert aus diesen Vorgängen ein Zustand, wie er in Abb. 8 wiedergegeben ist. Man sieht central, von den Dottermassen umgeben, eine große Plasma-

insel, die aus dem Keimbläschen hervorgegangen ist, am linken Rande ist ein Nucleolenrest erkennbar, und gegenüber liegt die breit-tonnenförmig gestaltete Richtungsspindel. Als Besonderheit sieht man unter der Mitte der Plasmainsel ein diakinetisches Doppelstäbchen, das nicht mit in die Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel aufgenommen worden ist. Ob dies nachträglich noch geschieht, vermag ich nicht anzugeben, ist aber wohl wenig wahrscheinlich. Dieses abnorme Verhalten ist nur einmal beobachtet worden und wurde hier abgebildet,

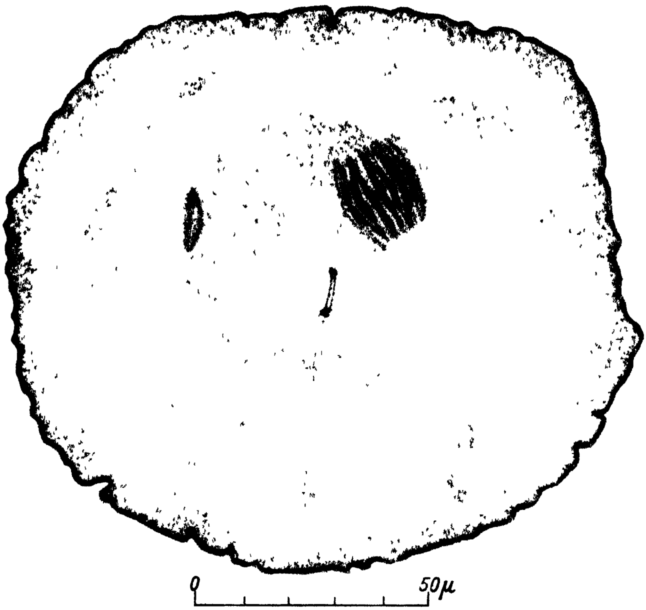


Abb 8 Auflösung des Keimbläschens und Ausbildung der ersten Richtungsspindel.

weil das zurückgebliebene Chromosomenpaar gleichzeitig einen Eindruck gibt von dem Aussehen des diakinetischen Stadiums.

Bevor wir dieses Kapitel abschließen, lohnt es sich an Hand der Taf. 3 das Verhalten der Nucleolarsubstanz nochmals zu betrachten. Bereits bei der Besprechung der zweiten Phase in der Entwicklung des Dotterkerns wurde darauf hingewiesen, daß gegenüber der ersten Phase eine grundlegende Änderung im Verhalten des Nucleolarapparates zu konstatieren ist. Während in der ersten Phase ganze Nucleolen aus dem Kern auswandern, die bei Eisenhämatoxylinfarbung einheitlich reagieren, gilt beides nicht mehr in der zweiten Phase, die mit dem Anfang der Innenkerndifferenzierung einsetzt und durch eine Knos-

pungstätigkeit der Nucleolen ausgezeichnet ist, wobei diese sich gegenüber Eisenhämatoxylin ganz verschieden verhalten können. Mit diesen Befunden lassen sich nun sehr gut die bei anderen Färbungen erhaltenen Resultate parallelisieren: in der ersten Phase, etwa bis zum Stadium Abb. 8 (Taf. 3), sind die Nucleolen von den Oogonien ab stets einheitlich basophil. Von diesem Stadium an, welches gerade auf der Grenze von Phase 1 und 2 liegt, beginnt die Reaktion der Nucleolen teilweise umzuschlagen. So sieht man in Abb. 8 bereits einen acidophilen Nucleolus, in Abb. 9, wo der Innenkern schon sehr deutlich erkennbar ist, liegen in diesem zwei amphophile und ein basophiles Kernkörperchen sowie ein weiteres mit peripherer Amphophilie. Ebenso wie bei den oben geschilderten Vorgängen wird es hier deutlich, daß auf eine stabile Phase des Nucleolarapparates eine labile folgt. Erstere läuft der Phase 1, letztere der Phase 2 in der Dotterkernentwicklung parallel. Mit fortschreitendem Eiwachstum, mit dem Aufhören des Substanznachschubes aus dem Keimbläschen in den Dotterkern (siehe oben) tritt der Nucleolarapparat wieder in seinen stabilen, basophilen Zustand ein. Es färben sich alle Nucleolen wieder einheitlich basisch. Abb. 10 zeigt den Beginn, Abb. 11 das Ende dieser Periode, die, wie man aus dem Vergleich der beiden Bilder ersieht, durch eine mit der Ausbildung der Chromosomen sich verstärkende Basophilie gekennzeichnet ist. Hierauf folgt in der Diakinese die Auflösung der Nucleolen. Um hier nur einen der vielen bekannt gewordenen Fälle aus der Literatur anzuführen, der auch für die Labilität des Nucleolarapparates der Oocyten in einem gewissen Alter spricht, sei auf die Angaben von Koch (1925) verwiesen. Bei *Geophilus* findet Koch, daß die Einucleolen nicht wie gewöhnlich basi-, sondern oxychromatisch sind, dabei treten aber doch 20% basichromatische Nucleolen auf. Es kommt auch zur Bildung von Randnucleolen, die durch Knospungsvorgänge entstehen.

2. Die Polarität.

Bereits die ersten Untersuchungen an Copepodeneiern (Haecker 1892, 1893) ergaben, daß im Oviduct eine gewisse Polarität der Oocyten insofern besteht, als das Keimbläschen eine exzentrische Lage einnimmt. Es liegt der Darmwand, also der Seite des Stoffimportes, genähert. Jacobs (1925) konnte auch am abgelegten Ei von *Cyclops viridis* die exzentrische Lage nachweisen. Es ist aber nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob die »ursprüngliche Polaritätsachse« sich weiterhin erhält und zur »Reifungsachse« wird. Eine polare Plasmadifferenzierung besteht nicht. »Die Furchungsrichtung wird bei *Cyclops* nach

allen Autoren durch die zufällige Gestalt der Eier bestimmt, die infolge gegenseitigen Druckes im Eisäckchen unregelmäßig geformt sind« (SCHLEIP 1929). Die erste Furche entspricht dem kürzesten Durchmesser, die zweite verläuft senkrecht dazu.

Bei *Calanus finmarchicus* GUNN. (= *Cetochilus septentrionalis* GOODS.) soll nach GROBBEN (1881) der animale Eipol durch die Lage des Richtungskörpers bestimmt werden. Dasselbe gilt für parasitische Formen nach MC CLENDON (1906). Irgendwelche Differenzierungen zeigen die Eier nicht. Die polare Plasmaansammlung, die bei den Richtungsteilungen der Eier von *Cyclops viridis* (vgl. JACOBS l. c.) und anderen Formen (vgl. MATSCHEK 1910) beobachtet werden, sind wohl kaum als Ausdruck des polaren Baues anzusehen.

Es ist demnach für die Copepodeneier nur festzustellen, daß in gewissen Abschnitten des Eiwachstums eine Verlagerung des Keimbläschens nach der Seite des Stoffimportes stattfinden kann, die sich mehr oder weniger deutlich auch im abgelegten Ei vorfindet.

Bei der Betrachtung der Oviducteier von *Eucalanus elongatus* fällt nun eine ganz ausgeprägte polare Organisation sofort ins Auge. Sie macht sich bemerkbar von einem Stadium ab, das etwa dem Beginn der zweiten Phase der Dotterkernentwicklung entspricht und ist zunächst dadurch gekennzeichnet, daß ebenso wie bei *Cyclops* das Keimbläschen sich mehr und mehr auf die eine Seite verlagert; dies kann soweit gehen, daß es die Zellwandung fast erreicht. Abb. 6 zeigt einen solchen Fall. Es kommen nun aber noch zwei weitere Momente hinzu. Die Seite, gegen welche das Keimblaschen sich verlagert, zeigt eine Plasmazone, die mit Eisenhämatoxylin sich außerordentlich stark schwärzt (vgl. Abb. 6 und Abb. 6, Taf. 2) und bei Hämatoxylin nach DELAFIELD sich als blauer homogener Saum darstellt (Abb. 8 und 9, Taf. 3). Auch Methylgrün nimmt diese Zone sehr stark an. Sie bildet sich sehr langsam aus. In Abb. 5 (Taf. 2) und Abb. 8 (Taf. 3) sind die Anfangsstadien sichtbar, und Abb. 6 (Taf. 2) zeigt das Maximum. Sie greift auch manchmal — besonders in älteren Stadien — auf die Seitenflächen des Eies über.

Der Dotterkern, der, wie oben geschildert, bei starker Ausbildung zunächst die gesamte Oberfläche des Keimbläschens einnehmen kann, konzentriert sich im Verlauf seiner zweiten Phase mehr und mehr auf die der Plasmazone abgewendete Seite des Keimbläschens, welcher er dann als fast halbkugelige Kappe aufsitzt. Abb. 6 und Abb. 6, (Taf. 2) stellen diesen Zustand dar, erstere im Längsschnitt, letztere im Querschnitt.

Dieser polare Eibau beruht also auf drei Eigentümlichkeiten: 1. Auftreten einer Plasmazone, 2. Verlagerung des Keimbläschens gegen dieselbe, 3. Konzentrierung des Dotterkerns auf die der Plasmazone entgegengesetzte Seite des Keimbläschens. Man kann somit eine heteropole Eiachse konstruieren, die auf der Plasmazone senkrecht steht. Mit zunehmender Dotterbildung unterliegt letztere einer mehr und mehr fortschreitenden Verschmälerung, ist aber am ausgewachsenen Ei noch deutlich als dünner Saum erkennbar. Ob sie den animalen Eipol bezeichnet, ist wohl wahrscheinlich, läßt sich mit Sicherheit jedoch nicht entscheiden, da in meinem Material kein Stadium vorlag, wo die Lage der Richtungsspindel bereits erkennen läßt, an welcher Seite die Abstoßung der Richtungskörper erfolgt. Nebenbei sei hier bemerkt, daß die in Abb. 11 (Taf. 3) und Abb. 8 sichtbare gerunzelte Eioberfläche auch im lebenden Zustand diese Runzeln besitzt.

Auf die Frage, wie die Eier in den Oviducten orientiert sind, gibt der Querschnitt Abb. 2 Auskunft. Er zeigt auf den ersten Blick, daß die Eier stets eine solche Lage einnehmen, daß die homogene Plasmazone (im Schnitt schwarz dargestellt) nach innen gegen den Körperhohlraum zu gerichtet ist, d. h. zugleich, daß die homogene Plasmazone auch den Ort des Stoffimportes der erwachsenen Eier darstellt; denn der von den Eiern auf beiden Seiten des Tieres umschlossene Raum enthält die mit Nährstoffen beladene Körperflüssigkeit.

Über die Bedeutung des in der Wachstumszone der Eier von *Eucalanus elongatus* so ausgeprägt zutage tretenden polaren Eibaues für die Entwicklung ist natürlich gar nichts ausgesagt, und er ist vielleicht nur als ein Ausdruck der Wachstumsvorgänge selbst anzusehen. Immerhin ist wohl eine plasmatische Organisation der Copepodeneier, wie auch SCHLEIP (l. c.) betont, auch im Vergleich mit anderen Entomostraken, sehr wahrscheinlich. Haben wir es doch bei den Copepoden mit relativ sehr stabilen Tieren zu tun, wie dies aus dem völligen Fehlen einer Regenerationsfähigkeit (vgl. HEBERER 1926, daselbst auch weitere Literatur) und auch aus den Untersuchungen von SCHMIDT (1926) über das Glanzepithel der *Sapphirinen*, welches aus einer konstanten Zahl von Glanzzellen sich zusammensetzt, sich ergibt, und ist doch, wie JACOBS (1925) feststellt, die Furchung von *Cyclops* streng determinativ.

3. Die Kernkristalloide.

Infolge der eigentümlichen epithelartigen Anordnung der Eier in den Oviducten und der allgemeinen Durchsichtigkeit von *Eucalanus* sind die Keimbläschen für ungestörte Lebendbeobachtung sehr ge-

eignet[1]. Es gilt dies vornehmlich für die Teile der Oviducte, in denen die Eier eine einschichtige Lage bilden. In den Teilen mit zweischichtiger Lagerung erhält man schon weniger klare Bilder. Die älteren Eier mit Dotterbildung fallen ganz aus und ebenso die jungen Stadien, die in den proximalen, zur Gonade aufsteigenden Oviductschenkeln liegen. Die Gonade selbst ist für Lebenduntersuchung nicht gut zugänglich, da sich hier, wie über die genannten aufsteigenden Abschnitte des Geschlechtsapparates, überall die Segmentalmuskulatur legt und keine klaren Bilder zustande kommen laßt. Die für die Lebenduntersuchung günstigsten Stadien finden sich etwa vom Beginn der Innenkernausbildung an, oft auch noch etwas früher, bis kurz vor dem Auftreten der ersten Dotterelemente. Der Prozeß der Dotterbildung geht außerordentlich rasch vor sich, so daß Eier ohne Dotter- und mit Dottergehalt oft unmittelbar aneinander grenzen und man nur sehr selten Übergangsstadien zu Gesicht bekommt.

Zur Lebenduntersuchung wurden die Tiere mit reichlich Wasser auf einen hohl geschliffenen Objektträger gebracht und mit einem Deckglas bedeckt. Die großen Tiere halten den geringen Druck ohne Schaden aus, sind gleichzeitig fixiert und lassen sich durch Verschieben des Deckglases in die gewünschten Lagen bringen. Das Seewasser wurde etwa alle 10 Minuten erneuert. Auf diese Weise konnten einige Tiere über 6 Stunden ununterbrochen beobachtet werden, erwiesen sich hinterher in keiner Weise geschadigt und lebten am anderen Tage noch. Man kann mit einiger Sicherheit wohl behaupten, daß so vitale Artefakte in den Keimbläschen nicht auftraten, so daß die Lebendstruktur unverfälscht vorlag.

Leider war es unmöglich, mit Immersionen zu arbeiten, ich mußte mich mit Obj. 7 (Leitz) begnügen. Die Abb. 9–16 wurden mit dem Abbeschen Zeichenapparat unter Verwendung von Okular 2 auf Objekttischhöhe projiziert. Ich möchte ausdrücklich bemerken, daß die schematisch anmutenden Bilder peinlichst naturgetreu hergestellt wurden. Mit Ausnahme von Abb. 15 entstammen alle demselben Tier.

Bisher ist das Auftreten von Kristallen in den Kernen tierischer Eizellen nur sehr selten beobachtet worden. In der von Meyer (1920) gegebenen Zusammenstellung der zahlreichen Untersuchungen über das Vorkommen von Kristallen in tierischen Zellen finden sich nur drei

[1] Ein eingehender Vergleich der lebenden Keimbläschen mit den fixierten wird hier nicht durchgeführt. Es soll in einer anderen Mitteilung ausführlich darauf eingegangen werden. Dort sollen auch die bei der kontrollierten Fixierung gemachten Beobachtungen einer Besprechung unterzogen werden.

Fälle, wo Kristalle in Eikernen beschrieben werden. Alle übrigen Angaben beziehen sich auf Gewebszellkerne verschiedenster Art oder auf das Cytoplasma[1]. Bei den erwähnten drei Angaben handelt es sich um ältere Beobachtungen: KÖLLIKER (1858) bei *Cobitis barbatula* und *Aspius alburnus*, WAGENER (1879) bei *Canis familiaris*. MEYER (l. c.) hält es für unentschieden, ob es sich dabei um Eiweißkristalle handelt. Der dritte Fall bezieht sich auf *Pholcus phalangoides*, wo VAN BAMBEKE (1898) Eiweißkristalle im Eikern (und Nucleolus) beschrieben hat.

Weitere Fälle von Kristalloiden in den Kernen tierischer Eier sind mir nicht bekannt geworden. Über ihr Vorhandensein und Verhalten in Gewebszellkernen geben neuerdings die eingehenden Untersuchungen von BERG (1929) über die Kristalle der Kerne der Leber- und Nierenzellen des Hundes Auskunft.

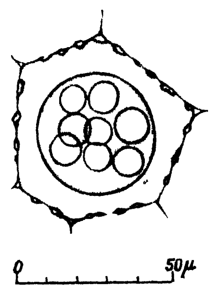


Abb. 9. Junge Oocyte, lebend.

Betrachten wir nun zunächst das äußere Erscheinungsbild der Kristalloide, wie uns diese in den Keimblaschen von *Eucalanus elongatus* entgegentreten.

Abb. 9 zeigt eine Oocyte eines Stadiums, welches noch verhaltnismaßig weit von der Ausbildung der Innenkernstruktur entfernt ist. Das Keimbläschen ist mit einer fast homogenen Grundsubstanz erfüllt. Noch jüngere Stadien lassen dagegen stark lichtbrechende Strukturen — das Chromatin — erkennen, das sich in dem der Abb. 9 entsprechenden Stadium im Zustand weitgehender Auflockerung (siehe oben) befindet. Das Keimbläschen besitzt neun große Nucleolen, die nicht vacuolisiert sind — alle Nucleolen fixierter Keimbläschen zeigen dagegen Vacuolen — und je nach Einstellung hell oder dunkel erscheinen. An den Zellgrenzen finden sich zahlreiche stark lichtbrechende Körperchen unbekannter Natur. Weitere Strukturen ließen sich bei der angewendeten Vergrößerung nicht nachweisen. Die vier in Abb. 10 wiedergegebenen Keimblaschen bieten nun ein ganz anderes Bild dar. Es fallen neben den zum Teil sehr großen nicht vacuolisierten Nucleolen stäbchenförmige Körper auf, gerade oder gekrümmt und mit zugespitzten Enden, so daß eine Spindelgestalt entsteht — es sind dies die ersten Erscheinungsformen der Kristalloide. Die Klarheit des Bildes macht eine ins einzelne gehende Beschreibung überflüssig. Bemerkt sei noch, daß von der Innenkernstruktur noch nichts zu sehen ist, und

[1] Die Literatur uber das Vorkommen von Kristallen in den Pflanzenzellen findet man ebenfalls bei MEYER (l. c.) und bei TISCHLER (1922).

daß das Keimbläschen sich von feinen Granulationen erfüllt zeigt. Auch das Cytoplasma ist fein granuliert. Die Eier stammen von dem gradlinig begrenzten Dorsalrand des Oviductes.

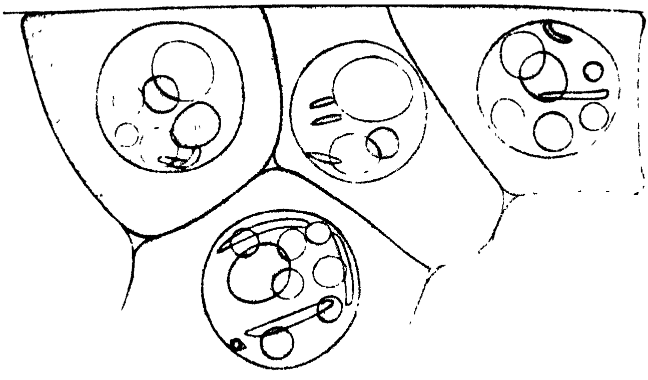


Abb. 10. Heranwachsende Oocyten, lebend. Vermehrtes Auftreten der Kernkristalloide.

Abb. 11 zeigt eine noch etwas jüngere Oocyte, die zunächst auffällt durch zwei größere stabförmige Kristalloide mit verdickten abgerundeten Ecken, ein seltenes Vorkommen, und weiterhin durch den schon vorhandenen deutlichen Innenkern. Die Entstehung desselben hängt also nicht nur von der Größe des Keimbläschens ab, sondern es dürften hier noch andere Faktoren im Spiele sein.

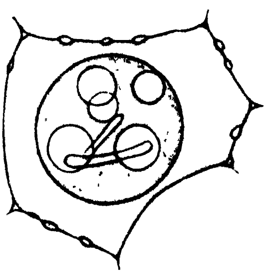


Abb 11. Heranwachsende Oocyte, lebend. Stäbchenförmige Kristalloide im Kern

Ein sehr charakteristisches Bild bietet die Abb. 12. Es treten hier zum ersten Male vacuolisierte Nucleolen auf, der Innenkern ist deutlich, jedes Keimbläschen besitzt einige Kristalloide verschiedener Gestalt. Das Altersstadium entspricht etwa der Abb. 10 (Taf. 3). Es ist bemerkenswert, daß die Kristalloide stets außerhalb des Innenkernes liegen, während die Nucleolen durch das gesamte Keimbläschen verteilt sind. Die Kristalloide des größten links gelegenen Keimbläschens in Abb. 12 zeigen nun eine interessante Veränderung. So weist das Kristalloid links unten eine mittlere, rundliche Anschwellung auf, die sich bei dem rechts gelegenen Kristalloid bedeutend verstärkt hat und bereits auf seine rechte Spitze überzugreifen beginnt.

Abb. 13, linkes Keimbläschen, läßt das Fortschreiten dieses Abkugelungsprozesses der Kristalloide weiter verfolgen. Die mittlere An-

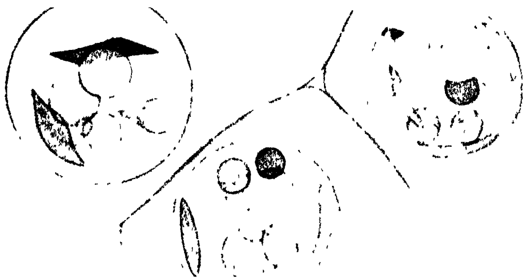


Abb. 12. Heranwachsende Oocyten, lebend Wetzsteinförmige Kristalloide, zum Teil beginnende Abrundung derselben (links).

schwellung, die in Abb. 12 eben erst angedeutet war, wächst sich zu einer vollständigen Kugel aus, der die beiden Spitzen des Kristalloids ansitzen. Manchmal ist auch nur noch eine Spitze vorhanden, wenn

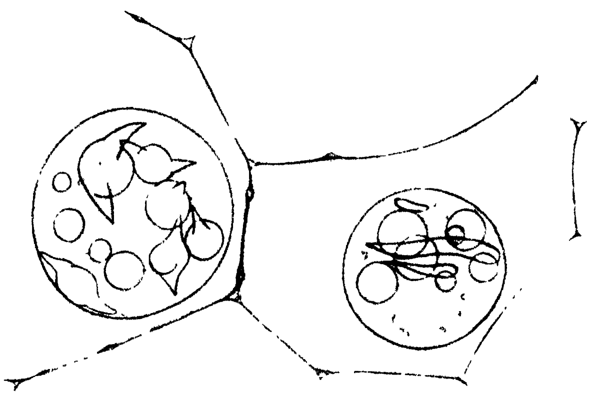


Abb 13. Mittelgroße Oocyten, lebend. Abrundung der Kristalloide

die andere bereits in die Kugel eingezogen worden ist oder, wie in Abb. 12 angedeutet, sich der Abrundungsprozeß von vornherein mit auf eine Spitze ausgedehnt hat.

Der Endeffekt ist die Entstehung einer vollständigen Kugel. Abb. 12 bis 14 lassen bei genauer Betrachtung alle Übergänge dieses Verflüssi-

gungsvorganges der Kristalloide, denn als ein solcher muß die Abkugelung betrachtet werden, erkennen. So besitzt das untere Keimbläschen in Abb. 14 zahlreiche Kristalloide in verschiedenen Stadien der Abrundung, das obere Keimbläschen zeigt nur noch zwei, einen wetzsteinförmigen und einen sich abrundenden Kristall. Dafür sind aber wesentlich zahlreicher runde Körper vorhanden, die sich von den Nucleolen nicht unterscheiden lassen. Es sind dies die abgerundeten Kristalloide. Wir haben hier somit den interessanten Fall, daß in den Keimbläschen von *Eucalanus* Strukturen, die von Nucleolen nicht zu unterscheiden sind, auf kristallinischer Grundlage entstehen.

Abb. 13, rechtes Keimbläschen, zeigt noch einige seltenere Erscheinungsformen der Kri-

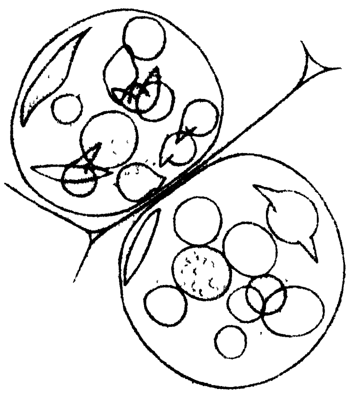


Abb. 14. Mittelgroße Oocyten, lebend, mit sehr deutlichem Abrundungsprozeß der Kristalloide.



Abb. 15. Kern einer mittelgroßen Oocyte, lebend, mit abnorm zahlreichen stäbchenförmigen Kristalloiden.

stalloide und Abb. 15 einen vereinzelten Fall, wo eine große Zahl von kleinen stäbchenförmigen Kristallen vorhanden ist.

Beim Fortschreiten vom Stadium Abb. 14 zum Stadium Abb. 16 unterliegen auch die letzten Kristalloide der Abrundung, so daß die Keimbläschen der Eizellen mit beginnender Dotterbildung, Abb. 16, frei von identifizierbaren Kristalloiden sind. Zweifellos aber leitet sich ein Teil der als Nucleolen erscheinenden Körper von den Kristalloiden ab.

Die Metabolie der Kristalloide ist in dem Schema Abb. 17 nochmals veranschaulicht. Es gilt für diese Veränderungen der Kristalloide das Wort Arthur Meyers: »Die Untersuchungen über das Wachstum der Eiweißkristalle in den Zellen kranken natürlich alle an dem Fehler, daß bei ihnen niemals das Wachstum eines Kristalls direkt beobachtet wurde.« Ich habe die Keimbläschen einer ganzen Anzahl von Tieren über 6 Stunden hindurch beobachten können, habe aber außer gering-

fügigen Verlagerungen der Nucleolen und der Kristalloide keinerlei Veränderungen wahrgenommen. Der Abkugelungsprozeß geht also

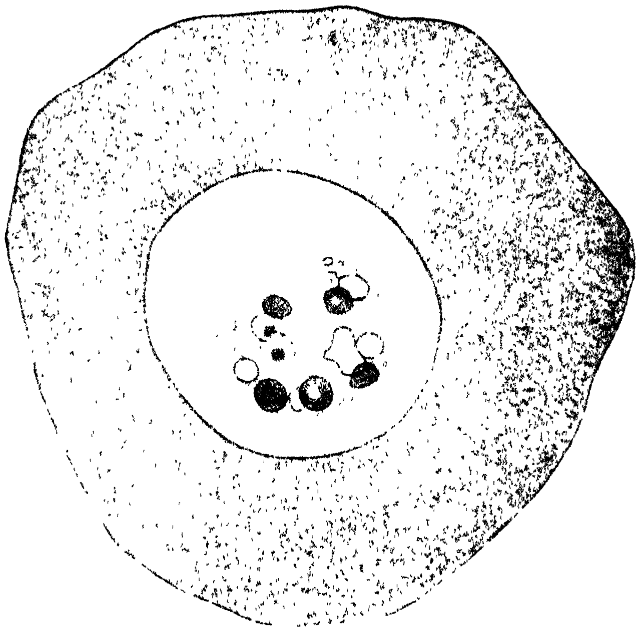


Abb. 16. Herangewachsene Oocyte, lebend. Kristalloide sämtlich abgerundet, von den Nucleolen nicht mehr unterscheidbar. Innenkern deutlich

nicht schnell vor sich. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß die Bilder im Sinne des oben dargestellten Zusammenhanges zu deuten

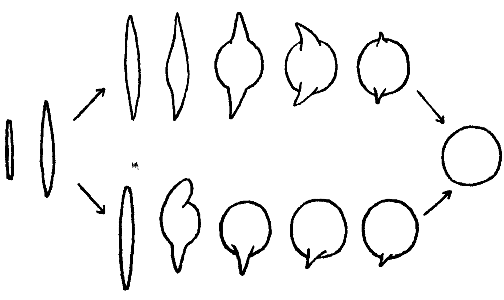


Abb. 17. Schema des Abkugelungsprozesses der Kernkristalloide.

sind. Der Vergleich der gegebenen Abbildungen zeigt ohne weiteres, daß Eialter und Zustand der Kristalloide parallel laufen, daß mit steigendem Alter die wetzsteinförmigen Kristalle an Zahl abnehmen, die

zum Teil oder ganz ausgebildeten Kugeln zunehmen, und die in Abb. 17 isoliert nebeneinander gestellten Umwandlungsstadien sprechen als eine lückenlose Reihe für die Realität des Abkugelungsvorganges.

Es können hier zum Vergleich die Untersuchungen von MEYER an *Campanula trachelium* angeführt werden, wo die Kerne der Fruchtknotenepidermis wetzsteinförmige Kristalle besitzen, für die ebenfalls ein Abkugelungsprozeß nachweisbar war (vgl. MEYER 1920, Fig. 27a—e, S. 90). Auch SPERLICH (1906)[1] hat für *Alectorolophus* beschrieben, daß die Gestalt der dort vorkommenden Kristalle erst nach und nach rundlich oder ellipsoidisch wird.

Nach der Besprechung der Erscheinungsform und der Veränderungen der Keimbläschenkristalloide ist nunmehr zu erörtern, welche chemische Konstitution diesen Kristalloiden zukommt.

Obwohl es nicht möglich war, eine eingehendere mikrochemische Untersuchung durchzuführen, läßt sich sicher sagen, daß es sich um Eiweißkristalle handelt, das geht aus dem Vergleich mit anderen genau untersuchten Eiweißkristallen hervor und ebenso aus den wenigen mikrochemischen Reaktionen, die ich auszuführen die Möglichkeit hatte.

Es gelingt nach einiger Übung, die Tiere dorsalwärts so aufzupräparieren, daß beim Auflegen des Deckglases die Oviductschenkel nach beiden Seiten herausgedrückt werden, so daß sie frei im Wasser liegen. Es treten dann an den Keimbläschen sofort Veränderungen auf — sämtliche Strukturen verdeutlichen sich, besonders der Innenkern hebt sich scharf hervor. Durch Druck kann man dann die Keimbläschen zum Platzen bringen, und auf diese Weise freie Kristalloide erhalten. Der Abrundungsprozeß ließ sich hierdurch nicht beeinflussen. Alle noch als Kristalloide erkennbaren Körper lösen sich nicht im Wasser, Alkohol absolut. und Glyzerin, sie lösen sich in 5%iger Salzsäure, 5%iger Essigsäure, Kalilauge und werden von Pepsin-Salzsäure angegriffen. Es stimmt dies Verhalten z. B. mit den Resultaten von BIEDERMANN (1898) und FRENZEL (1882) an Kernkristallen von *Tenebrio molitor* überein. Nimmt man dazu noch die Tatsache, daß in Schnittpräparaten die MILLONsche Probe und Xanthoproteinreaktion positiv ausfallen, so ist kaum zweifelhaft, daß die Kernkristalloide von *Eucalanus* aus Eiweiß bestehen. Auch die für Eiweißkristalle charakteristische starke Farbstoffspeicherung ist vorhanden. Bei Doppelfärbungen mit Hämatoxylin nach EHRLICH und Eosin erscheinen die Kristalloide dunkelviolett, bei Eisenhämatoxylin tritt starke Schwärzung ein (Abb. 5,

[1] Zitiert nach MEYER (1920).

Taf. 2 — ein Ausnahmefall, da im allgemeinen in so jungen Stadien noch keine Kristalloide vorhanden sind), so daß, wie auch BERG bei der Untersuchung der Kernkristalle der Leber und Niere des Hundes fand — »neben schwarzgefärbten Kristallen die Plastosomen dargestellt werden können«.

Die Kernkristalloide traten nicht bei allen Individuen auf, waren jedoch bei der großen Mehrzahl in allen drei Fängen (in etwa 80%) vorhanden. Bei drei Tieren fanden sich nur schlank stäbchenförmige Kristalloide, hier war der Abkugelungsvorgang nicht zu beobachten.

Die Kristalle sind als ergastische Eiweißante im Sinne A. MEYERS anzusehen, die, im Kern gebildet, für das Wachstum des Eies von Bedeutung sein dürften. In welcher Beziehung sie zum Dotterkern-Chondriom stehen ist nicht klar, doch dürften sie als kristallinische Bildungen keinen aktiven, sondern, wenn überhaupt, nur einen passiven Anteil an der Entstehung dieser Strukturen haben.

V. Zusammenfassung.

1. Es wird eine kurze Darstellung der Topographie des weiblichen Genitalapparates von *Eucalanus elongatus* DANA gegeben. Das Ovarium ist in seinen distalen Teilen gespalten, nur der die Oogonien enthaltende Teil ist unpaar. Oogoniale Mitosen sind häufig. Die Oogonien bilden kein Syncytium. Deutodiakinetische Kerne kommen vor. Die Oviducte verlaufen rostral bis zum ersten Drittel des Cephalothorax, wobei sie bei maximaler Füllung die gesamten Flanken einnehmen. In diesen Teilen des Oviducts bilden die Oocyten eine epithelartige ein- bis zweischichtige, direkt unter der Hypodermis befindliche Lage. Hierdurch wird bei der allgemeinen Durchsichtigkeit von *Eucalanus elongatus* eine Beobachtung der lebenden Eier mit den Keimbläschen im intakten Tier in ausgezeichneter Weise möglich. Die erwachsenen Eier, bei welchen der Dottergehalt die Lebendbeobachtung unmöglich macht, wandern in einreihiger Anordnung rostral-caudal den Genitalpori zu. Dieser eigentümliche Bau des Genitalapparates steht im Zusammenhang mit der durch eine ventrale Rinne herbeigeführten »Abplattung«. Die ventrale Rinne dient zur Ableitung des vom Fangapparat abfiltrierten Wassers.

2. In den Oogonien kommt es zu einem andauernden Austritt von großen Nucleolen aus dem Kern. Diese Auswanderung wird in den synaptischen Kontraktionsstadien unterbrochen und tritt in gleicher Weise bei postsynaptischen jungen Oocyten wieder auf. Beim Durchtritt erfolgt keine Perforation der Kernmembran, sondern letztere bleibt während des Durchtrittes innerhalb der Nucleolen deutlich sichtbar.

3. Die ausgetretenen Nucleolen verschmelzen miteinander und bilden kappenartige Körper auf der Keimbläschenoberfläche. Maximal kann die ganze Oberfläche von ihnen eingenommen werden. Damit schließt die erste Phase in der Entwicklung des Dotterkerns, wie die ausgetretene Nucleolarsubstanz bezeichnet werden muß.

4. Die zweite Phase des Dotterkerns ist charakterisiert durch die Elaboration einer Grundsubstanz und einer Granulamasse, die der ersteren ein- oder aufgelagert ist. Die Granulamasse repräsentiert das Chondriom, das sich also aus dem Kern, in letzter Linie aus dem Nucleolarapparat herleitet. Das Chondriom wandert in das Ooplasma ab, wo gleichzeitig die Dotterbildung beginnt. Es erfolgt ein Plastosomennachschub aus dem Kern. Das Plastosomenmaterial wird unter knospungsartigen Vorgängen vom Nucleolarapparat geliefert. Mit Abschluß der Dotterbildung sind Dotterkern und Chondriom nicht mehr nachweisbar.

5. Der ersten Phase des Dotterkerns läuft eine stabile, der zweiten Phase eine labile Phase des Nucleolarapparates parallel. Nach Abschluß der Plastosomenbildung verhält sich auch der Nucleolarapparat wieder stabil.

6. Cytoplasma und Kern zeigen einen ausgeprägten Chromasiewechsel.

7. Die Oocyten bilden im mittleren Alter einen Innenkern aus. Dies und der Nachweis von der nucleolären Herkunft des Dotterkern-Chondrioms zeigen, daß eine Chromatinauswanderung nicht existiert. Die Eier von *Eucalanus elongatus* besitzen keine Chromidien im Sinne Moroffs.

8. Die Bildung der Richtungsspindel erfolgt nicht auf der Grundlage des Innenkerns, sondern zwischen Innenkernstadium und Richtungsspindel ist eine typische Diakinese eingeschoben.

9. Die heranwachsenden Oocyten zeigen einen ausgeprägten polaren Bau. Dieser besteht 1. in einer homogenen Plasmazone an der Seite des Stoffimportes, 2. in einer Verlagerung des Keimbläschens gegen diese Seite und 3. in einer Konzentrierung des Dotterkern-Chondrioms auf die entgegengesetzte Seite des Keimbläschens. Die homogene Plasmazone ist auch an ausgereiften Eiern als schmaler Streifen zu erkennen. Über die Bedeutung des polaren Baues für die Entwicklung läßt sich zunächst nichts aussagen.

10. In den lebenden Keimbläschen wurden zahlreiche metabolische Kristalloide festgestellt, die zuerst als kleine Stäbchen auftreten, später, abgesehen von einigen Ausnahmefällen, Wetzsteinform annehmen und

im Laufe des Eiwachstums einem Abrundungsprozeß unterliegen, der einer Verflüssigung entspricht. Die abgerundeten Kristalloide sind von Nucleolen nicht zu unterscheiden. Es sind Eiweißkristalloide und als ergastische Produkte des Kernes aufzufassen, denen bei der Bildung des Dotterkern-Chondrioms keine aktive Rolle wie den Nucleolen zugeschrieben werden kann. Der Innenkern ist auch im lebenden Keimbläschen nachweisbar.

VI. Literatur.

Balbiani, E. G., 1893: Centrosome et »Dotterkern«. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 29.

Bambeke, Ch. van, 1898: Recherches sur l'oocyte de Pholcus phalangoides. Arch. de Biol. 15.

Bang, J. und Sjovall, E., 1916: Studien uber Chondriosomen unter normalen und pathologischen Bedingungen. Ziegl. Beitr. 62.

Beams, H. W. und Wu, C. F., 1929: Cytological studies on the spinning glands of Platyphylex designatus Walker (Trich) respektive rôles played by the nucleus and the Golgi apparatus during secretion. Journ. of Morph. 47.

Bělař, K., 1928: Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. Handb. der Vererbungswissenschaft. Lief. 5.

Berg, W., 1929: Zum mikroskopischen Nachweis des Stoffwechsels der Gewebe. Die Kristalle in den Kernen der Leber- und Nierenzellen des Hundes. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch. 16.

Biedermann, W., 1898: Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larve von Tenebrio molitor. Arch. f. d. ges. Physiol. 72.

Brehm, V., 1926—1927: Copepoda. Kukenthal: Handb. d. Zoologie. 3, 1.

Boveri, Th., 1904: Die Ergebnisse uber die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

Chubb, 1906: The growth of the oocyte in Antedon. A morphological study in the cellmetabolismo. Phil. Transact. Roy. Soc. London. 5.

Duesberg, J., 1911: Plastosomen, »Apparato reticolare interno« und Chromidialapparat. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. 20.

Eggert, B., 1929: Entwicklung und Bau der Eier von Salarias flavo-umbrinus Rupp. Zool. Anz. 83.

Floderus, M., 1896: Über die Bildung der Follikelzellen bei den Ascidien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 61.

Frenzel, J., 1882: Über Bau und Tätigkeit des Verdauungskanals der Larve des Tenebrio molitor mit Berücksichtigung anderer Arthropoden. Berl. Entomolog. Zeitschr. 26.

Gardiner, M. S., 1927: Oogenesis in Limulus polyphemus, with special reference to the behavior of the nucleolus. Journ. of Morph. 44.

Gatenby, J. B., 1922: The cytoplasmic inclusions of the germcells X. The gametogenesis of Saccocirrus. Anat. Journ. microsc. Sc. 66.

GIESBRECHT, W., 1892: Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 19.

HAECKER, V., 1892: Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. Anat. 5.

— 1893: Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Arch. f. mikr. Anat. 41.

HEBERER, G., 1924: Die Spermatogenese der Copepoden. I. Die Spermatogenese der Centropagiden nebst Anhang über die Oogenese von Diaptomus castor J. Zeitschr. f. wiss. Zool. 123.

— 1926: Beiträge zur Biologie der freilebenden Copepoden der Umgebung von Halle a. S. Zeitschr. f. Naturwiss. 87.

HERTWIG, G., 1927: Die funktionelle Bedeutung der Zellstrukturen mit besonderer Berücksichtigung des Kernes und seiner Rolle im Leben der Zelle. Handb. d. norm. u. path. Physiol. 1.

— 1929: Allgemeine mikroskopische Anatomie der lebendigen Masse. Handb. d. mikr. Anat. d. Mensch. 1, 1.

HIRSCHLER, J., 1916: Über die Plasmakomponenten (GOLGIscher Apparat, Mitochondria usw.) der weiblichen Geschlechtszellen. Arch. mikrosk. Anat. Abt. II. 89.

JACOBS, M., 1925: Entwicklungsphysiologische Untersuchungen am Copepodenei (Cyclops viridis JURINE). Zeitschr. f. wiss. Zool. 124.

JÖRGENSEN, M., 1913a: Zellenstudien. I. Morphologische Beiträge zum Problem des Eiwachstums. Arch. f. Zellforsch. 10.

— 1913b: Zellenstudien. II. Die Ei- und Nährzelle von Piscicola. Arch. f. Zellforsch. 10.

v., KEMNITZ, G. A. 1912: Die Morphologie des Stoffwechsels von Ascaris lumbricoides. Arch. f. Zellforsch. 7.

KOCH, A., 1925: Morphologie des Eiwachstums der Chilopoden. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat. 2.

— 1928: Studien über den Dotterkern der Spinnen. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat. 8.

KRIMMEL, O., 1910: Die Chromosomenverhältnisse in generativen und somatischen Zellen bei Diaptomus coeruleus nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane. Zool. Anz. 35.

LEYDIG, F., 1888: Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustand. Zool. Jahrb. 3.

LUDFORD, R. J., 1922: The morphology and physiology of the nucleolus. Journ. roy. microsc. Soc.

MATSCHEK, H., 1910: Über Eireife und Eiablage bei Copepoden. Arch. f. Zellforsch. 5.

MAZIARSKI, S., 1910: Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire dans les cellules glandulaires. Contribution à l'étude du noyau cellulaire. Arch. f. Zellforsch. 4.

Mc CLENDON, J. F., 1906, 1907: On the development of parasitic copepods. Biol. Bull. 12.

Mc KATER, A., 1928: Morphological aspects of protoplasmic and deutoplasmic synthesis in oogenesis of Cambarus. Zeitschr. f. Zellforsch. u .mikrosk. Anat. 8.

MEYER, A., 1920: Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. Jena.

MOROFF, TH., 1909a: Die physiologische Bedeutung des Kerns bei der Entstehung der Muskeln. Zentralbl. f. Physiol. 22.

— 1909b: Oogenetische Studien. I. Copepoden. Arch. f. Zellforsch. 2.

NATH, V. and HUSAIN, M. T., 1928: Studies on the origin of yolk. 2. Oogenesis of Scolopendra, Otostigmus feae (POCOCK). Quart. Journ. microsc. Sc. 72.

— and METHA, D. R., 1929: Studies in the origin of yolk. III. Ooogenesis of the Firefly, Luciola gorhami. Journ. microsc. Sc. 73.

SAGUCHI, S., 1927: Zytologische Studien. I. Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Karyo- und Zytoplasma. 1. Zentronephelium und Chondriom, und ihre Beziehungen zum Kern, nebst einem Beitrag zur Frage nach der Bedeutung der Nucleolen. Beobachtungen an den explantierten Geweben des Hühnerembryos. Tokyo.

SCHLEIP, W., 1929: Die Determination der Primitiventwicklung. Leipzig.

SCHMIDT, J. W., 1925: Das Glanzepithel der Sapphirinen nebst Bemerkungen über die Erzeugung von Strukturfarben durch Guanin bei anderen Tieren. Verhandl. d. naturhist. Ver. Rheinl. u. Westf. 82.

SCHREINER, A. und K. E., 1917: Zur Kenntnis der Zellgranula. Untersuchungen uber den feineren Bau der Haut von Myxine glutinosa. I. Arch. f. mikr. Anat. 89.

STEUER, A., 1895: Sapphirinen des Mittelmeeres und der Adria. Denkschr. math.-naturw. Kl. d. k. u. k. Akad. d. Wiss. Wien. 62.

STORCH, O. und PFISTERER, O., 1925: Der Fangapparat von Diaptomus. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 3.

WASSERMANN, F., 1920: Die Neubildung von Plasmosomen in den Zellen junger Keime von Pisum sativum. Sitzungsber. Ges. Morph. Physiol. München. 16.

— 1929: Wachstum und Vermehrung der lebendigen Masse. Handb. d. mikr. Anat. d. Mensch. 1, 2.

WATENABE, 1928: Studien über Flimmerbewegung, gleichzeitig eine neue Paraffineinbettungsmethode. Zeitschr. f. Anat. u. Entw.-Gesch. 75.

VII. Erklärung der Tafel 2 und 3.

Die Abbildungen wurden entworfen mit dem ABBÉschen Zeichenapparat. Die Vergrößerung ist aus dem beigegebenen Maßstab ersichtlich. Technische Behandlung: Taf. 2, Abb. 1—4 und 7, Susa-Eisenhämatoxylin, Abb. 5 und 6, CARNOY-Eisenhämatoxylin. Taf. 3, alle Abbildungen CARNOY-Hamatoxylin nach DELAFIELD, Eosin.

Abb. 1. Oogonien. Links Metaphase, unregelmäßige Verteilung der Plasmanucleolen, rechts ausgetretene Nucleolen.

Abb. 2. Diplotänstadium mit ausgetretenen Nucleolen.

Abb. 3. Beginnende Ausbildung des Keimbläschenstadiums. Verschmelzen benachbarter Dotterkerne.

Abb. 4. Dotterkernstruktur der Oocyten mittleren Alters.

Abb. 5. Dotterkernstruktur. Beginn der Ausbildung der basalen Plasmazone.

Abb. 6. Die polare Struktur der Oocyten.

Abb. 7. Beginn der definitiven Abwanderung des Chondrioms von der Keimbläschenoberfläche. Deutlicher Innenkern.

Abb. 8. Oocyte mittleren Alters. Nucleolenaustritt. Beginnende Ausbildung der basalen Plasmazone. Basophile und acidophile Nucleolen.

Abb. 9. Oocyte mit basaler Plasmazone, abwanderndem Dotterkern und amphophilen Nucleolen. Beginnende Differenzierung des Innenkernes.

Abb. 10. Ältere Oocyte mit Innenkern.

Abb. 11. Oocyte kurz vor Auflösung des Keimbläschens. Ausdifferenzierung der Chromosomen im Innenkern.

Weitere Untersuchungen über die Kältebeständigkeit poikilothermer Wirbeltiere.

Von

R. Weigmann.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg.)

Inhalt.

Einleitung.

In einer früheren Arbeit (WEIGMANN 1929) teilte ich die Ergebnisse einer Reihe von Abkühlungsexperimenten mit, bei welchen Frösche und Eidechsen als Vertreter der gemäßigten Zone kurze Zeit extremer Kälte ausgesetzt wurden. In dem verflossenen Winter 1928/29 setzte ich nun Frösche und Fische längere Zeit unter sehr langsamer Abkühlung der Kälte aus. Obgleich die Ergebnisse durchaus noch nicht abschließend sind, möchte ich sie doch kurz mitteilen, da sie im Zusammenhang mit der vorhandenen Literatur eine Ergänzung zu meiner früheren Arbeit bringen. Außerdem untersuchte ich die Frage, ob eingefroren gewesenes und wieder aufgetautes Blut eine Giftwirkung auf den normalen Frosch ausübt, wie sie von POUCHET (1866) behauptet wird.

Von der bestehenden, sehr umfangreichen Literatur möchte ich hier nur noch einmal an die wichtigsten Arbeiten erinnern und zu der Literaturbesprechung meiner vorhergehenden Arbeit einiges Neue hinzufügen, vor allem Untersuchungen, die sich besonders mit Fischen

befassen. Außer von den Fröschen und Reptilien behauptet der vielzitierte PICTET (1893) auch von den Fischen eine beträchtliche Kältebeständigkeit. Besonders die Schleien sind nach ihm zu den Abkühlungsversuchen geeignet. Da man in späterer Zeit meist keine derartige Kältebeständigkeit bei poikilothermen Wirbeltieren fand, sind in der Literatur wiederholt Zweifel über PICTETS Angaben aufgetaucht, und man ist mehrfach zu dem Schluß gekommen, daß seine Versuche ungenau seien. Nun sollen aber nach PICTETS Angaben die überlebenden Fische brüchig hart gefroren gewesen sein, und eine derartige Beobachtung scheint gerade die von ihm behauptete Kältebeständigkeit zu beweisen. STEMPELL und KOCH (1923) geben in neuester Zeit an, daß auch ein in flüssiger Luft für wenige Sekunden gefrorener Goldfisch aus dem festgefrorenen Zustand wieder zum Leben erwacht. Genauere Messungen wurden allerdings auch bei diesem Versuche nicht durchgeführt. — Zahlreicher sind aber die Arbeiten, die eine derartige Kältebeständigkeit von Poikilothermen bezweifeln. Schon BERTHOLD (1835) berichtet, daß ein Grasfrosch eine Abkühlung auf — 1° Körpertemperatur überlebte, nicht dagegen eine solche auf — 4°. W. KOCHS (1891, 1895), der durch Laboratoriumsversuche und Beobachtungen in der Natur das Kältebeständigkeitsproblem zu analysieren versuchte, hält es nicht für unmöglich, daß ein zu einem Eisklumpen eingefrorener Frosch wieder zum Leben erwachen kann, jedoch dürfte sich nach seiner Meinung diese Wiederbelebung »doch nur äußerst selten bei glücklichem Zusammentreffen aller Bedingungen und kurzer Dauer des gefrorenen Zustandes ereignen« (KOCHS 1895, S. 377). Über die Kältebeständigkeit des Karpfens hat P. REGNARD (1895) beachtenswerte Untersuchungen durchgeführt. Er gewöhnte allmählich die Tiere daran, lange Zeit in $2^1/_2$%iger Magnesiumsulfatlösung zu leben. In dieser Lösung konnte der Fisch bis auf — 3° in flüssigem Medium abgekühlt werden, ohne daß er starb. Erst wenn Eisbildung einsetzt, geht das Versuchstier ein, was von REGNARD darauf zurückgeführt wird, daß aus der Lösung Wasser ausfriert und die übrige Lösung einen zu hohen osmotischen Druck für den Fisch habe. In neuester Zeit wurden dann Versuche von CAMERON (1914, 1921), CAMERON and BROWNLEE (1915, 1916) und mir (1929a, b) durchgeführt. Bei diesen Experimenten dauerte die rasche Abkühlung immer nur einige Stunden, und es zeigte sich dabei eine geringe Kältebeständigkeit von *Rana pipiens* und *Rana fusca*. Dabei waren möglicherweise Bedingungen, die einem Einfrieren günstig sind, nicht eingehalten worden. Vor allem könnte die immerhin recht beträchtliche Abkühlungs- und Auftauungsgeschwindigkeit von Einfluß gewesen

sein auf die geringe Kältebeständigkeit der Frösche. In den Versuchen des vergangenen Winters ließ ich nun, wie PICTET bei seinen Experimenten, die Kälte ganz allmählich auf die Versuchstiere einwirken. Damit hoffte ich eine möglicherweise schädliche Wirkung der großen Abkühlungsgeschwindigkeit auf die verwendeten poikilothermen Wirbeltiere auszuschalten.

POUCHET (1866) schrieb dem Blut eine bedeutende Rolle am Sterben der eingefrorenen Frösche zu. Er suchte seine Ansicht durch folgenden Versuch zu beweisen. Der eine Schenkel eines Frosches wurde abgebunden und eingefroren. Wurde nach dem Auftauen die Ligatur erhalten, so soll der Frosch überleben, nicht dagegen, wenn sie gelöst wurde. Schon HORVATH (1873) zweifelt an dem Ergebnis der Versuche. Um feststellen zu können, ob eingefroren gewesenes und wieder aufgetautes Blut für sich eine Giftwirkung besitzt, spritzte ich es einem gesunden Tier in den Rückenlymphsack ein. Irgendwelche toxische Stoffe müßten auf diesem Wege ziemlich rasch in den Blutkreislauf des Frosches gelangen.

Versuchsergebnisse.

1. Versuche mit langsamer Abkühlung.

a) Versuche an Rana fusca.

α) Abkühlung in Luft.

Die Frösche kamen in eine Isolierkiste, d. h. in einen doppelwandigen Holzkasten, in dem der Raum zwischen den beiden Wänden mit Sägemehl ausgefüllt war. Sie wurden dabei aus einem tiefen Zementbasin, in dem sie unter Laub überwinterten, genommen, ohne vorher ins warme Zimmer gebracht zu werden. Die Isolierkiste wurde sodann in die Winterkälte gebracht, und dabei konnte die den Frosch enthaltende Kammer und damit ersterer selbst nur sehr langsam die Außentemperatur annehmen. Die Temperatur in der Kammer wurde registriert, die des Frosches selbst konnte nicht festgestellt werden. Gelegentlich wurde bei einigen Versuchen während einer sehr kurzdauernden Eröffnung der Isolierkiste der Zustand des Frosches beobachtet.

1. Versuch (15. I. 1929). Die Temperatur in der Isolierkiste fiel in 32 Stunden von +7,49° auf —1,93° (die tiefste erreichte Temperatur). In den folgenden $13^1/_2$ Stunden stieg sie auf —1,80° an. Diesem Anstieg folgte in 3 Stunden ein erneuter Abfall der Temperatur auf —1,85°. In weiteren rund 50 Stunden stieg die Temperatur dann wieder, und zwar auf —0,17° an. Der Frosch saß beim Eröffnen des Kastens in einer Ecke desselben mit angezogenen Beinen. Er war steif gefroren. Noch nach $3^1/_2$ Stunden fand sich im Thorax Eis, was sich durch Knistern beim leichten Drucken auf die Brust bemerkbar machte.

Die Temperatur im Oesophagus war + 0,7°. Der Frosch erwachte nicht mehr zum Leben. Auch das Herz schlug nicht, als nach $4^1/_2$ Stunden das Tier völlig aufgetaut war.

2. Versuch (21. I. 1929). Die Abkühlung auf — 3,09° dauerte 8 Tage, dann erfolgte die Erwärmung auf + 1,86° in 2 Tagen. Bei der Abkühlung erfolgten noch bei —0,10° äußerst träge Bewegungen. — Nachdem das Versuchstier aufgetaut war, war es rostbraun (blutunterlaufen) und die Beine steif. Der Frosch, auch sein Herz waren tot.

3. Versuch (19. XII. 1928). Die Schlundtemperatur wurde mit + 3,6° beim Beginn des Versuches bestimmt. Die Temperatur im Kasten fiel in rund 3 Tagen auf —3,27° ab und stieg in einem Tag auf + 8,5°. Der Frosch war vollständig tot. Er lag mit angezogenen Extremitäten flach auf der Unterlage.

4. Versuch (31. I. 1929). Der Abfall der Temperatur von + 1,76° bis —5,06° erfolgte in 5 Tagen und der Anstieg auf + 0,62° in 2 Tagen. Die Haut dieses Frosches war stark gerötet, das Tier selbst tot.

5. Versuch (10. I. 1929). Die Abkühlung von + 8,13° auf —5,18° dauerte 1 Tag. Dann stieg die Temperatur in fast 8 Stunden auf + 0,52° an. Der Frosch war fest gefroren und erholte sich nicht mehr. Auch das Herz war tot.

Diese Versuche zeigen, daß *Rana fusca* Roes. auch bei ganz langsamer Abkühlung keine wesentlich größere Kältebeständigkeit besitzt als bei rascher Abkühlung (Weigmann 1929).

β) Abkühlung in Wasser.

Die Frösche wurden zur Abkühlung in einem verzinkten Eimer in 7—10 l Leitungswasser von ungefähr 0° gebracht und dann der Winterkälte ausgesetzt.

1. Versuch (29. I. 1929). Der Eimer mit zwei Fröschen befand sich, bis alles Wasser gefroren war, in einem Raum mit —5° bis —7°. 2 Tage konnte man die Frösche in dem von Eis eingeschlossenen Wasser sich bewegen sehen. Die Tiere saßen ganz am Grund dieses Wasserkerns. Der ganze Eisblock mit dem von ihm umschlossenen Wasser wurde am 3. Tage aus dem Eimer genommen. Dabei zeigte sich, daß die Frösche noch von freiem Wasser umgeben waren. Der eine Frosch schien den Arm aktiv zu bewegen. Der Eisblock wurde zeitweilig ins Freie gestellt (unter — 10°). Als ich am 3. Tage das Eis bis zum einen Schenkel des Frosches aufhackte, stellte sich heraus, daß dieser noch von freiem Wasser umgeben war. Ob dies anderen Tags auch noch der Fall war, konnte nicht entschieden werden. Weitere 2 Tage wurden die Frösche nun in dem Eisblock der Kälte ausgesetzt. Dann taute in 2 Tagen das Eis auf. Beide Frösche waren tot. Bei der Untersuchung zeigte sich bei den Fröschen keine auffallende Rötung der Haut. Beim Öffnen der Bauchhöhle fand sich blutige Lymphe auf den Eingeweiden. Das Herz war groß und prall mit Blut gefüllt. Dies letztere war lackfarben, von blaustichiger, karminroter Farbe. Beim Herstellen von Blutausstrichen zog es Fäden, wie zähe Lymphe.

2. Versuch (1. II. 1929). Der Frosch war innerhalb eines Tages in einem Eimer mit wenig (3—4 l) Wasser fest eingefroren. Das eine Bein hatte am Ende

dieser Zeit käsige Beschaffenheit. Durch weitere 4 Tage hindurch blieb der Eisblock mit dem Frosch im Freien. 5 Tage nach Versuchsbeginn wurde der Frosch ins Warme gebracht und taute in einem Tag auf. Er war tot. Die Haut war nicht auffallend gerötet. In der Leibeshöhle fand sich wenig blutige Lymphe. Das Herz war sehr dunkel und groß. Das Blut hatte etwas karminrote Farbe.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Frösche ein Einfrieren auch in Wasser nicht überleben, selbst wenn dies ziemlich langsam erfolgt.

b) Die Versuche an Tinca vulgaris.

Die zu den Versuchen verwendeten Schleien stammten aus einem mittelfränkischen Fischteich. Die Versuchstiere wurden in einem Eimer mit Wasser der Kälte ausgesetzt. Da die Eisbildung nicht rasch bis zum Fisch vordrang, befand sich dieser mindestens 24 Stunden in Wasser von 0°. Die Vorkühlung ist nach Pictet wesentlich für die Kältebeständigkeit der Fische.

1. Versuch (5. II. 1929). Die zwei Versuchstiere schwammen noch nach 2 Tagen im freien Wasser lebhaft umher. Nach weiteren 4 Tagen war das Wasser zu einem festen Block gefroren. Es wurde nun ein Stückchen Eis aus dem Eisblock gesprengt, so daß der eine Fisch an der einen Seite etwas frei lag; er fühlte sich weich an. Die beiden Schleien waren seitlich eingekrümmt so eingefroren, daß die eine Körperseite mehr oder weniger parallel zum Boden lag. Um den Kopf der Tiere war das Eis blutig. Das Abtauen des Eises dauerte 2 Tage. Die beiden Fische waren tot. Beim Eröffnen der Leibeshöhle fand sich reichlich Blut zwischen den Eingeweiden; beim einen Fisch war auch das Herz stark von Blut umgeben. Das Blut hatte dunkle Farbe und war fadenziehend.

2. Versuch (11. II. 1929). Nach einem Tag befanden sich die beiden Schleien noch in reichlich Wasser. Sie bewegten sich darin recht träge und lagen bisweilen auf der Seite. Es wurde mit dem Messer ein feines Loch in die Eisdecke gestoßen, durch das ein feiner Wasserstrahl mehrere Sekunden lang herausspritzte. Als der Überdruck sich ausgeglichen hatte, waren die Fische sichtlich lebhafter. (In den folgenden Versuchen wurde stets durch Anbohren des Eises mehrere Male der Druckausgleich hervorgerufen.) Bis zum folgenden Tag war eine Schleie noch im freien Wasser, sie wurde herausgenommen und in einen Eimer mit frischem Wasser gebracht. Darin schwamm sie kurze Zeit herum und wurde aber bald ziemlich leblos. Gelegentlich erfolgten tiefe ruckartige Atembewegungen. Nach ein paar Stunden war der Fisch tot. Die eingefrorene Schleie blieb noch 12 Tage in der Kälte. Nach erfolgtem langsamen Auftauen erwies sie sich auch als tot.

3. Versuch (15. II. 1929). Der Fisch war 2 Tage lang noch im freien Wasser recht lebhaft. Er reagierte sehr stark auf Erschütterung und Berührung. Ich zählte 16 Atemzüge pro Minute. Am 3. Tage war nur noch ein kleiner Wasserkern um die Körpermitte. Nach 2 Tagen wurde der Eisblock in einen Raum gebracht, dessen Temperatur nur wenig über 0° war. Dort hatte sich in weiteren 2 Tagen um den Fisch ein schmaler Wasserkern gebildet. Das abgeschmolzene Wasser war etwas blutig. Der Fisch wurde nun vollends unter dem

Strahl der Wasserleitung aus dem Eis getaut. Er war völlig leblos, die Epidermis löste sich milchig schleimig ab. Die Schleie war stark eingekrümmt und steif. An der konvexen Seite, die bei dem ins Wasser gebrachten Tier nach oben gerichtet war, schimmerte die Haut zwischen After und Brustflosse etwas blutig, ebenso waren die Flossenbasen und die Kehle blutunterlaufen, vor allem aber der After. Beim Drücken auf die Kiemendeckel trat blutiger Schleim aus dem Maul. Beide Pupillen waren milchig trüb. Bei der Eröffnung des Bauches trat viel Blut aus; dieses war dunkel gefarbt. Das Herz lag still.

4. Versuch (28. II. 1929). Die Schleie befand sich uber einen Tag im freien Wasser. 4 Tage nach Versuchsbeginn war sie vollständig eingefroren. Der Fisch wurde nun sofort aus dem Eis herausgemeißelt und behielt im freien Zustand die gekrümmte Form eine Zeitlang bei. Bei dem sofort eröffneten Versuchstier zeigten sich die Eingeweide als nicht gefroren, wohl aber das Blut im Herzen. Während der weiteren Beobachtung gab der Fisch kein Lebenszeichen mehr von sich.

Die Versuche zeigten, daß *Tinca vulgaris*, ein ausgesprochener Teichfisch, der dem Einfrieren im Winter am ehesten ausgesetzt wäre, ein Einfrieren nicht überlebt.

2. Beobachtungen im Freien.

Nachdem die heftigste Kältewelle des Winters 1928/1929 vorüber war, wurde am 28. II. 1929 in einem Zementbasin im Garten des Instituts nach überwinternden Fröschen gesucht. Das Basin hat eine Länge von 4 m, eine Breite von 2,4 m und eine Tiefe von 2 m. Etwa 1,9 m befindet es sich unter der Erde. Im Winter wurde es bis auf einen etwa 40 cm breiten Spalt der Länge nach noch mit dicken Brettern zugedeckt. In einer Ecke befand sich ein Laubhaufen, der an der Wand etwa 40 cm dick war, und unter dem sich Hohlziegel und Steine befanden. (Die zu den in Abschnitt 1, a mitgeteilten Versuchen verwendeten Frösche stammten aus diesem Basin.) Bei der Untersuchung zeigte sich, daß die Temperatur in dem noch feuchten Laub am Grund des Haufens + 1° betrug und die Frösche mäßig lebhaft waren. Die Frösche an dieser Stelle sahen feucht, mattglänzend aus. An einer Stelle in der Nähe der Peripherie des Laubhaufens lagen drei Frösche flach unter einem Stein. Die Temperatur im Oesophagus dieser Tiere betrug + 0,7°. Unter einer etwas weiter gegen die Mitte des Laubhaufens gelegenen Platte lag flach ein Frosch, der wie die anderen kein Leben zeigte. Die Haut schien matt und trockener als bei den im feuchten Laub am Grund des Haufens gefundenen Tieren. Die an der Peripherie des Laubhaufens gefundenen Frösche wurden nun in einen kühlen frostfreien Raum gebracht. Nach einer Stunde öffnete ich ein Tier. Das Herz stand still, Vorkammern gefüllt, Kammern leer, und der Nervus ischiaticus blieb

reaktionslos. Die übrigen Frösche erwachten auch nach längerer Beobachtungszeit nicht mehr zum Leben. Nach dieser Beobachtung würden die Frösche schon bei einer Temperatur von etwa 0° absterben. Es wäre aber sehr gut möglich, daß die Tiere an der Stelle vertrocknet sind. HECHT (1929a, b), der das Überwintern der im Norden vertretenen Amphibien und Reptilien besonders betrachtet, schreibt dem Austrocknen während der Winterruhe eine besonders stark schädigende Wirkung zu. — Ein Beweis für die Frostempfindlichkeit und Empfindlichkeit gegen Trockenheit dürfte die Beobachtung sein, daß die meisten Frösche sich an die frostfreie, noch feuchte Stelle in der Tiefe des Laubhaufens zurückgezogen hatten.

Von einem Fischteichbesitzer erfuhr ich folgendes uber das Überwintern der Fische und Frösche in diesem strengen Winter. In seinem etwa $1\,{}^1/_2$ m tiefen Teich waren etwa 20 cm Wasser am Grund nicht gefroren. Von dem Bestand starben die Karpfen, während die Goldorfen und Schleien überlebten. Auch eine größere Zahl toter Frosche schwamm auf dem Teich nach dem Auftauen umher. In einem kleineren Teich, der der Überwinterung von Fischbrut diente, überlebten die 8 cm langen Karpfen. Dieser Brutteich hat am Grund einen schmalen Wasserzufluß durch eine Quelle, wahrend dies bei dem großen Teich nicht der Fall ist. Aus diesen Angaben ist zu schließen, daß die Fische in den Teichen wohl nur selten in Eis einfrieren. Das Absterben der Karpfen ist sicher nicht auf eine Kaltewirkung zurückzufuhren, sondern sehr wahrscheinlich auf eine starke Anreicherung von Stoffwechselprodukten oder auf Sauerstoffarmut des Wassers. Zu ganz gleichen Schlussen kam auch schon KOCHS (1891) und in jüngster Zeit HECHT (1929) auf Grund ahnlicher Beobachtungen. Die Schleien sind bekanntlich Fische, die in stark modrigem Wasser und Schlamm sehr gut zu leben imstande sind, und waren infolgedessen beim Überwintern den Karpfen uberlegen.

In diesem Zusammenhang ist auch die Tatsache interessant, daß die in der Umgebung Würzburgs alle Jahre recht häufige Unke (*Bombinator pachypus*) in diesem Frühjahr nach dem außergewöhnlich strengen Winter sehr selten geworden ist. Es sind also doch wohl durch den Frost viele Tiere, die keine genügend kältegeschützten Winterlager bezogen hatten, getötet worden.

3. Versuche über die Giftwirkung gefrorenen und wieder aufgetauten Blutes.

Ein Frosch (*Rana fusca* ROES.) wurde auf ein Brett aufgespannt und sein Herz unter möglichster Vermeidung größerer Blutungen freigelegt. Aus diesem wurde mittels einer Recordspritze Blut aufgesaugt und der Inhalt aus der Spritze dann sofort in ein kleines trockenes (um Verdünnungen des Blutes zu vermeiden) Gläschen entleert. In diesem Gläschen wurde das Blut dann sofort der Kälte ausgesetzt. Zu

diesem Zweck kam es in eine Kältemischung von Eis und Viehsalz (NaCl). Bei einigen Versuchen wurde mit Hilfe des Quecksilberthermometers annähernd die Temperatur des Blutes während der Abkühlung bestimmt. Gleich nach dem Auftauen wurde das Blut mit einer trockenen Recordspritze aufgesogen, die Menge des nicht schaumigen Blutes bestimmt und einem gesunden, nicht zu großen Frosch (*Rana fusca* Roes.) in den Rückenlymphsack gespritzt. Die so behandelten Tiere kamen in trockene Gläser, auf deren Grund höchstens erst am 2. oder 3. Versuchstag etwas Wasser gebracht wurde. Um festzustellen, ob individuenfremdes Blut eine schädigende Wirkung besitzt, übertrug ich das Blut von fünf Fröschen, das auf die gleiche Weise gewonnen, aber nicht abgekühlt worden war, auf fünf gesunde Tiere. Diese blieben alle während der mehrtägigen (3—7 Tage) Beobachtung normal.

Bei den Versuchen, bei denen die Temperatur während der Abkühlung verfolgt wurde, beobachtete ich auch Unterkühlung und einige Gefrierpunkte des entnommenen Blutes. Es konnte unter —7° unterkühlt werden, wenn das Blut nicht erschüttert und das Thermometer nicht bewegt wurde. Da auf die genaue Messung der Gefrierpunkte mit dieser Versuchsanordnung verzichtet werden mußte, möchte ich nur angeben, daß ich Werte von —0,24° bis —0,50°, im Durchschnitt —0,35°, erhielt. Es kam mir bei der Temperaturmessung nur darauf an, ein ungefähres Bild von der Stärke der Abkühlung zu bekommen, und dabei sollte die Apparatur so einfach als möglich bleiben, um die Abkühlung des immerhin recht rasch gerinnbaren Blutes möglichst schnell durchführen zu können.

Drei verschiedene Arten der Abkühlung wurden durchgeführt. Bei der einen sank die Temperatur rasch auf eine tiefe Temperatur ab, und dann erfolgte ebenso plötzlich die Erwärmung. In anderen Versuchen fiel die Temperatur langsamer ab und stieg ebenso. Um festzustellen, ob etwas länger dauerndes Einfrieren auf eine niedrige Temperatur von besonders zerstörendem Einfluß auf das Blut ist, wurden schließlich noch einige Versuche in der Weise ausgeführt, daß nach einem raschen Abfall auf eine bestimmte tiefe Temperatur diese einige Zeit konstant gehalten wurde und dann eine rasche Erwärmung des Blutes folgte.

Die Versuchstiere wurden nach der Operation durchschnittlich noch 9 Tage beobachtet.

Die Menge des aufgetauten und dann eingespritzten Blutes war verschieden. Die geringste war 0,28 cm^3 in einem Versuch und die größte 1,1 cm^3 in vier Versuchen (Tabelle 1, 3. Spalte). Der Durch-

schnitt beträgt 0,8 cm³. Da man annehmen kann, daß die Giftwirkung des gefrorenen Blutes um so größer ist, je mehr davon in ein Versuchstier gelangt, wurde die Blutmenge stets einem möglichst kleinen Frosch injiziert.

Tabelle 1.

Versuch Nr.	Datum 1929	Injizierte Blutmenge in cm³	Dauer des Gefrierens	Tiefste erreichte Temperatur in °C	Giftwirkung	Blutig gefärbte Ausscheidung
1	29 VI.	0,28	1 Std. 55 Min.	unterkühlt bis 6	–	
2	29. VI.	0,7	2 » 3 »	» » –7	–	–
3	26. VI.	0,8	16 »	» » –8	–	(+)?
4	11. VII.	1	7 Min.	gefroren bis –5,2	–	+
5	18. VII	0,7	11 »	» » –5,6	–	–
6	5. VII.	0,8	14 »	» » –5,9	–	+
7	17. VII.	0,7	~ 15 »	» » 6,2		–
8	17. VII.	0,5	13 »	» » –7,2	–	+
9	18. VII	1,0	18 »	» » –7,8	–	+
10	11. VII.	0,5	24 »	» » –8,2	–	
11	11. VII.	0,7	24 »	» » –8,2	–	–
12	10. VII.	0,9	14 »	» » –8,2	–	–
13	10. VII.	1,1	4 »	» » –8,2	–	–
14	10. VII.	1,1	8 »	» » –8,2		–
15	5. VII.	1,1	10 »	» » –8,2	–	+
16	17. VII.	1,1	15 »	» » 8,4	–	–
17	5. VII.	0,8	8 »	» » 9,2	–	+
18	29. VI.	0,7	~ 16 »	» » ~ –14	–	+
19	26 VI.	0,8	~ 21 »	» » ~ –15	+	+

Die hauptsächlichsten Ergebnisse sind in der Tabelle 1 zusammengestellt. Aus dieser ist ersichtlich, daß von allen Versuchstieren nur eines starb (Spalte 6, Nr. 19). Aus den Versuchsberichten ist hierzu zu bemerken, daß das Tier (Nr. 19) am 1. Tag nach der Einspritzung völlig normal war. Am 2. Tag war das Wasser, das dem Frosch am Vortage auf den Boden des Aquariums gegeben wurde, etwas blutig gefärbt. Auch am 3. Tag war das Wasser gefärbt, außerdem befanden sich noch Excremente darin. Der Frosch war völlig normal und lebhaft. Am 4. Tag lag der Frosch mit gestreckten Beinen tot im Gefäß, der Rückenlymphsack war prall gefüllt. Es ist sehr leicht denkbar, daß die etwas länger dauernde Verunreinigung des Wassers den Tod herbeiführte. Wenigstens konnte ich die tetanische Streckung der Beine und die Schwellung des Rückenlymphsackes öfter auch bei Tieren beob-

achten, die ohne Einspritzung von Blut in wenig Wasser längere Zeit stehen geblieben und gestorben waren. Es handelt sich hier zweifellos um eine toxische Wirkung der eigenen Excretionsstoffe des Frosches. Bei diesem Versuch mit tödlichem Ausgang handelt es sich um einen der ersten, die gemacht wurden. Bei den weiteren wurde das Wasser aus dem Aquarium, in dem der Frosch saß, möglichst ganz weggelassen oder höchstens das Glas täglich zweimal mit frischem Wasser ausgespült. Die weiteren Versuche zeigten nun durchweg, daß der Frosch die Injektion gefroren gewesenen und wieder aufgetauten Blutes ohne wesentliche Schädigung erträgt. Auf alle Fälle hat das eingefrorene Blut keine tödliche Wirkung, wie das POUCHET (1866) angibt. Die Versuche zeigen aber weiter noch, daß von einigen Fröschen einige Zeit nach der Einspritzung eine blutig gefärbte Flussigkeit abgeschieden wird. In einem Fall konnte beobachtet werden, daß diese dem springenden Tier aus der Cloake spritzte. Eine mikroskopische Untersuchung zeigte keine zelligen Bestandteile. Eine Schädigung der Nieren des Versuchstieres scheint demnach nicht vorzuliegen. Es ist denkbar, daß der Blutfarbstoff der durch das Gefrieren zerstorten Blutkörperchen unverändert durch die Nieren ausgeschieden wurde. Ich mochte annehmen, daß die Abscheidung der blutigen Flüssigkeit nicht als eine wesentliche Schädigung des Versuchstieres zu deuten ist. Die blutige Ausscheidung steht, wie aus der Tabelle ersichtlich ist, weder mit der Tiefe der erreichten tiefsten Temperatur noch mit der Dauer des Einfrierens in konstantem Zusammenhang. Sehr fraglich ist es, ob in dem einen Fall, bei dem das Blut nur unterkühlt war, auch eine blutige Ausscheidung auftrat (Versuch Nr. 3).

Wenn auch die Mengen des eingespritzten Blutes ziemlich gering waren, hätte sich eine Giftwirkung gegebenenfalls doch bemerkbar machen müssen, wenigstens in einer vorübergehenden Schädigung. Das war nach den gemachten Beobachtungen aber nicht der Fall. Die Versuche sind also eine Widerlegung der von POUCHET (1866) behaupteten Giftwirkung gefrorenen Blutes. Dabei zeigte sich rasche oder langsamere Abkühlung des injizierten Blutes in gleicher Weise als unschädlich.

Besprechung der Ergebnisse.

Die Versuche beweisen:

1. Wenigstens für *Rana fusca* eine geringe Kältebeständigkeit auch bei langsamer Abkühlung.

2. Daß in Eis eingefrorene Fische und Frösche stets sterben.

3. Daß eingefroren gewesenes und wieder aufgetautes Blut keine Giftigkeit für einen normalen Frosch hat, wie sie von POUCHET behauptet wird.

Man weiß über die Ursachen des Kältetodes bis heute noch nichts Bestimmtes, und es lassen sich daher nur Möglichkeiten auseinandersetzen, unter denen dann die wahrscheinlichsten einer Prüfung durch Experimente unterzogen werden müssen.

Der Kältegrad hat nach den Untersuchungen von P. REGNARD (1866) keinen Einfluß auf das Überleben des Karpfens, da der letztere in reinem Süßwasser bei 0°, in $2^1/_2$%iger Magnesiumsulfatlösung dagegen erst bei −3° starb, eben immer erst dann, wenn Eisbildung in dem Medium auftrat, in dem er sich befand. Anders verhalten sich aber die Alligatoren, bei denen schon eine Abkühlung auf Temperaturen über 0° den Tod bewirkt. Wie die Abkühlung auf einen bestimmten Kältegrad den Kältetod herbeiführt, ist aber noch zu entscheiden.

Bei den Tieren, die in Wasser der Kälte ausgesetzt werden, könnte der beim Frieren auftretende hydrostatische Druck von schädigender Wirkung sein. Zum Auftreten eines solchen hydrostatischen Druckes muß eine Wassermasse allseitig von Eis umgeben sein, welcher Wärme entzogen wird. Hierbei sinkt die Temperatur des Wassers unter 4°, und das Wasser dehnt sich aus. Da das Wasser von der festen Eishülle umgeben ist, muß bei seiner Abkühlung unter diesen Bedingungen ein Druck auftreten. Diese Bedingungen zum Auftreten eines hydrostatischen Druckes sind in meinen Versuchen dadurch erfüllt, daß dem das Wasser enthaltenden Eimer ringsum Wärme entzogen wurde und der Fisch durch Bewegung etwas Wärme erzeugt, die infolge der sehr schlechten Wärmeleitung des Eises einige Zeit im Wasser gespeichert wird. Auch in der Natur dürfte diese Wärmeproduktion des Fisches oder auch eines anderen Poikilothermen zu einem Umfrieren des Tieres führen können, so daß man es hier nicht mit einer nur im Experiment, sondern auch in der Natur gelegentlich auftretenden Erscheinung zu tun hat. In dem Versuch 2 an Schleien trat ein erheblicher hydrostatischer Druck in dem Wasser auf, in welchem ein Fisch noch frei umherschwamm. Aus der Tatsache, daß dieser Fisch in dem unter Druck stehenden Wasser einen kranken Eindruck machte und sich, nachdem er in wärmeres, frisches Wasser gebracht wurde, nicht wieder erholte, ist zu schließen, daß ein starker hydrostatischer Druck für die Schleien schädigend ist. Welcher Art die Schädigungen sind, ist unbekannt.

Weiterhin könnten durch den Frost Zerstörungen in lebenswichtigen Geweben hervorgerufen werden. Es ist erstens vorstell-

bar, daß diese Zerstörungen dadurch bewirkt werden, daß in den Zellen Eisnadeln entstehen, durch die die Zellen dann rein mechanisch durch Zerreißen vernichtet werden. Oder zweitens friert aus dem Serum, der Lymphe oder dergleichen reines Wasser aus, wodurch deren Salzkonzentration entsprechend größer wird. Diese Salzlösung würde den Gewebezellen zum Teil das Wasser entziehen und dadurch deren osmotischen Wert sehr steigern. Beim raschen Auftauen tritt dann außerhalb der Zellen plötzlich reines Wasser auf, dem gegenüber ein sehr hoher osmotischer Druck in den Zellen entsteht, welcher zum Zerplatzen der Zellkörper führt. KOCHS (1895) führt auf derartige osmotische Vorgänge ganz allgemein den Tod nach dem Erfrieren zurück. Nach ihm ist es daher verständlich, wenn Tiere, nachdem sie fest eingefroren waren, bei ganz langsamem Auftauen wieder zum Leben erwachen konnten, da die in ganz langsamer Folge sich bildenden sehr kleinen Wassermengen von dem Plasma in der gleichen Folge aufgenommen werden. Trotzdem bei meinen Versuchen das Auftauen sehr langsam erfolgte, wurden aber die Frösche durch das Einfrieren regelmäßig getötet. — Ob nun die erste oder zweite Möglichkeit bei der Zerstörung der Gewebe eintritt, ist noch unentschieden. Durch Untersuchung einer Reihe von Blutausstrichpräparaten, die mit gefroren gewesenem und wieder aufgetautem Blut hergestellt wurden, kann ich die schon von POUCHET (1866) gefundene Zerstörung des Blutes bestätigen und fand außerdem bei Beobachtungen an Schleien (Versuch 4), daß das Blut schon gefroren war, während andere Gewebe und Organe, wie die Eingeweide, noch ganz weich waren. Das könnte also dafür sprechen, daß dem Blut eine gewisse Bedeutung fur den Kältetod beigelegt werden kann, wenigstens bei den poikilothermen Wirbeltieren unserer Klimate. Da wir die von POUCHET angegebene Giftigkeit des gefrorenen und wieder aufgetauten Blutes ablehnen müssen, können nur vermutungsweise andere Möglichkeiten erörtert werden, unter denen sich auch die Störung des Gasstoffwechsels infolge der Blutzersetzung befindet. Darüber soll weiter unten noch diskutiert werden. — Bei den Versuchen mit Fischen wurden oben (S. 199) schon Blutungen erwähnt, die beim Einfrieren in der Kopfregion des Versuchstieres auftreten. Diese Blutungen müssen wir meiner Meinung nach einer Zerstörung der Blutgefäße, vielleicht besonders häufig in den gefäßreichen, zarten Kiemen, zuschreiben. (Der hydrostatische Druck dürfte hier ohne Bedeutung sein, da doch wohl nur durch einen Überdruck in den Gefäßen diese zum Zerplatzen gebracht werden können und nicht umgekehrt.)

Eine gewisse Bedeutung muß man auch der Verringerung des Feuchtigkeitsgrades in der Kälte beilegen. Die Luft ist bekanntlich im kalten Winter verhältnismäßig sehr trocken, so daß wenig geschützte Organismen leicht austrocknen können. Die Verringerung des Feuchtigkeitsgrades der Luft hat nach HECHT (1929b) besonders in nordischen Ländern eine große Bedeutung. Auch meine eine Beobachtung in dem Froschbassin (s. S. 200), bei der ein Frosch nicht im feuchten Laub überwinterte und starb, kann auf diese Weise erklärt werden.

Schon von CAMERON wurde dem Centralnervensystem eine große Bedeutung für den Kältetod beigelegt, ohne daß jedoch über die Art der schädigenden Wirkung etwas ausgesagt worden ist. Es finden sich in der älteren Literatur Angaben, die sich mit dieser Frage der Kältewirkung aufs Centralnervensystem befassen. Leider habe ich bei der Zusammenstellung meiner früheren Arbeit die betreffenden Autoren übersehen. Nach den Versuchen von RICHARDSON (1867) und WALTHER (1868) können nämlich alle Teile des Gehirns eines Frosches mittels Ätherverdunstung ohne dauernde schädliche Wirkung eingefroren werden, ausgenommen das verlängerte Mark. Außer diesen beiden Autoren ist auch noch MITCHELL (1867) der Ansicht, daß beim Frosch ebenso wie beim Warmblütler die starke Abkühlung eines im verlängerten Mark gelegenen »Atemcentrums« den Tod des Versuchstieres bewirkte. Demnach würde der Kältetod letzten Endes ein Erstickungstod sein. — Für eine Schädigung des Rückenmarks infolge der Abkühlung spricht die folgende Tatsache. Bei einem nur wenig unter seine Minimaltemperatur abgekühlten Frosch versagt der Rückenmarksreflex, trotzdem bei diesem Grad der Abkühlung nach den Untersuchungen verschiedener Autoren die peripheren Nerven und die Muskeln nicht geschädigt sind.

Für eine Störung des normalen Gasstoffwechsels bei starker Abkühlung lassen sich auch eine Reihe von Beobachtungen anführen. Man kann sich vorstellen, daß durch die von RICHARDSON (1867), MITCHELL (1867) und WALTHER (1868) behauptete Lähmung des »Atemcentrums« die O_2-Aufnahme unterbunden wird, was natürlich zum Tod des Tieres führen würde. Es besteht bei der Annahme der Lähmung des »Atemcentrums« allerdings beim Frosch die Schwierigkeit, daß dieser eine beträchtliche Hautatmung aufweist und ein »Atemcentrum« doch wohl nur einen Einfluß auf die Lungenatmung hat. Man müßte erwarten, daß bei Kälteversuchen die Frösche erwachen, bei denen das Herz, das das Blut im Körper umhertreibt, also auch zur Hautatmung an die Körperoberfläche bringt, überlebte. Dies war aber sowohl bei

Cameron and Brownlees wie meinen Versuchen nicht der Fall. Bei den Reptilien steht der Annahme von Richardson, Mitchel und Walther die eben ausgeführte Schwierigkeit nicht im Wege, da bei ihnen die Hautatmung fehlt, und so könnte es möglich sein, daß bei der Abkühlung der Alligatoren die Kälte ein »Atemcentrum« schädigt. — Eine weitere Möglichkeit der Störung des Gasstoffwechsels besteht in der Schädigung des Centralnervensystems durch Unterbleiben der O_2-Versorgung infolge der Abkühlung. Diese Störung der Sauerstoffversorgung kann durch das Gefrieren des Blutes verursacht sein. Bei der Schleie zeigte es sich, daß das Blut früher als die übrigen Gewebe gefroren war. In den nicht gefrorenen Organen findet zu der Zeit, wo das Blut schon erstarrt ist, wahrscheinlich noch Stoffwechsel statt, bei dem O_2 verbraucht wird, und dieser wird von dem zum Stillstand gekommenen Blut nicht ersetzt. Das relativ stark sauerstoffbedürftige Centralnervensystem würde von den Geweben am meisten leiden. Der Stillstand des Blutes kann auch schon oberhalb des Gefrierpunktes dadurch zustande kommen, daß das Herz die Tätigkeit einstellt. Bei den Versuchen mit Abkühlung der Alligatoren konnte bei den tiefen Temperaturen äußerlich kein Herzschlag mehr beobachtet werden, während er bei höheren Temperaturen wieder deutlich wurde. Selbst wenn der Herzschlag bei tiefen Temperaturen minimal — also nach außen hin unmerklich — fortbesteht, so kann doch dadurch die Sauerstoffversorgung der Gewebe stark behindert sein. — Schließlich kann der Zerfall der Erythrocyten den Gasstoffwechsel der Tiere stark beeinträchtigen. — Sicher spielt der Sauerstoffmangel eine Rolle bei den Wassertieren, die unter der Eisdecke in einem Teich einfrieren. Kochs (1891) gibt hierüber eine Reihe von genaueren Beobachtungen und Versuchen an und stellte fest, daß bei den Fischteichen ohne Frischwasserzufluß die Tiere nicht des Frostes, sondern des Sauerstoffmangels wegen zugrunde gehen. Neuerdings hat Hecht (1929b) ähnliche Beobachtungen mitgeteilt.

Wie schon aus dem Vorhandensein einer ganzen Anzahl Möglichkeiten von Todesursachen hervorgeht, haben wir es wahrscheinlich beim Kältetod mit einem ganzen Komplex von Ursachen zu tun. Ob dieser Komplex von Schädigungen an mehreren Organen angreift, ist noch unentschieden. Eine große Wahrscheinlichkeit hat die Ansicht, daß die wichtigsten Schädigungen durch Kälte letzten Endes das Gehirn in seiner Funktion irgendwie stören und bei dieser Störung der Gehirnfunktion könnte Sauerstoffmangel eine gewisse Rolle spielen.

Literaturverzeichnis.

BERTHOLD, A. A., 1835: Neue Versuche über die Temperatur der kaltblütigen Thiere. Göttingen.

CAMERON, A. T., 1914 (Separat): Further Experiments on the Effect of Low Temperatures on the Frog. Trans. Roy. Soc. of Canada (3). Bd. 8, Sect. 4.

— 1921 (Separat): Further Experiments on Conditions Influencing the Life History of the Frog. Trans. Roy. Soc. of Canada, Sect. 5.

— and BROWNLEE, T. I., 1913 (Separat): The effect of low temperature on the Frog. Trans. Roy. Soc. of Canada (3). Vol. 7.

— — 1914: The effect of low Temperatures on cold-blooded animals. Quart. Journ. of exper. Physiology. Bd. 7.

HECHT, G., 1929a: Zur Kenntnis der Nordgrenzen der mitteleuropäischen Reptilien. Mitt. aus d. zool. Museum in Berlin. Bd. 14.

— 1929b: Zur Frage der Frostschäden 1928/29 an den niederen Wirbeltieren. Blatter f. Aquarien- und Terrarienkunde. Jahrg. 40.

HORVATH, A., 1873: Über das Verhalten der Frösche und deren Muskeln gegenüber der Kalte. Verh. Physikal.-Med. Gesellschaft in Wurzburg. N. F. Bd. 4.

KOCHS, W., 1891: Über die Ursachen der Schädigung der Fischbestände im strengen Winter. Biolog. Centralblatt. Bd. 11.

— 1895: Kann ein zu einem Eisklumpen gefrorenes Tier wieder lebendig werden? Biolog. Centralblatt. Bd. 15.

MITCHELL, S. W., 1867: On retrogressive motions in birds produced by the application of cold to the cervical spine, with remarks on the use of that agent as an aid in physiological investigations. American Journ. of medical Sciences.

PICTET, R., 1893a: La vie et les basses températures. Revue scientifique, Paris. Bd. 52.

— 1893b: De l'emploi méthodique des basses températures en biologie. Arch. des Sc. phys. et nat., Pér. 3. Bd. 30.

POUCHET, F. A., 1866: Recherches expérimentales sur la congélation des animaux. Journ. d'Anatomie. Bd. 3.

REGNARD, 1895: Actions des très basses températures sur les animaux aquatiques. Compt. rend. Soc. de biol.

RICHARDSON, B. W., 1867: On the influence of cold on nervous function. Medical Times and Gacette, London. Jahrg. 1867. Bd. 1, Bd. 2.

STEMPELL, W. und KOCH, A., 1923: Elemente der Tierphysiologie. 2. Aufl. Jena.

WALTHER, A., 1868: Eine neue Methode der Untersuchung des centralen Nervensystems. Vorläufige Mitteilung. Centralblatt für die med. Wissenschaft. Nr. 29.

WEIGMANN, R., 1929a: Über Unterschiede in der Kältebestandigkeit von Fröschen, Eidechsen und Alligatoren. Verh. Physik.-med. Ges. N.F. Bd. 54.

— 1929b: Die Wirkung starker Abkühlung auf Amphibien und Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 134.

Entwicklungsmechanische Studien an Bienenlarven.

(Zur Physiologie der Kokonbildung. — Die Zusammensetzung des Kokons. — Die entwicklungsmechanische Bedeutung des Kokons. — Eine Methode zur Aufzucht von Bienenlarven außerhalb der Wabenzellen. — Die Entstehung von Zwergbienen.)

Von

Prof. Dr. **A. V. Velich,**

Vorst. d. physiol. Inst. der Landwirtsch. Fakultat der Bohm. techn. Hochschule in Prag.

(Aus der Staatlichen Versuchsanstalt für Bienenzucht in Dol bei Prag.)

Mit 6 Abbildungen im Text.

Wenn man eine dem Bienenstocke eben entnommene Wabe mit 4—5 Tage alten Larven (7—8 Tage nach der Eiablage) in einen auf 33—35° C erwärmten Wärmeschrank stellt, so kriechen während einiger Stunden die Larven selbst aus den Zellen der Wabe und können leicht auf einem unterlegten Papier aufgefangen werden. Larven, die man sich auf diese Weise in ganz unversehrtem Zustande verschafft hatte, gibt man in kleine Glaskästchen, die annähernd die Größe der Bienenzellen besitzen. Die Kästchen werden aus Glasstückchen verfertigt, die man auf den Objektträger mittels Tenacetin aufklebt, so daß ein Kästchen mit den Innenmaßen 12×6×6 mm entsteht. Nachdem die Larven vorsichtig in die Kästchen gebracht wurden, wird jedes Kästchen mit einem Deckglas bedeckt, das mit Wachs angeklebt wird, und in einem Thermostat (33—35° C) untergebracht, wo für genügende Luftfeuchtigkeit gesorgt wird.

Am nächsten Tage kann man dann die Art der Verfertigung des Kokons durch die Larve direkt, mit Hilfe eines Präpariermikroskops, beobachten. In einem bestimmten Augenblicke, wenn ihr Körper beinahe vollkommen ausgestreckt ist, berührt die Larve mit dem Kopfende die eine und mit dem Afterende die andere, kleinere Wand. Während ihrer Spinntätigkeit kann man ein sehr schnelles, rhythmisches Zittern, namentlich des ersten, dem Kopfende folgenden Segmentes beobachten. Man kann bis zu 280 Bewegungen pro Minute wahrnehmen.

Es gibt aber Augenblicke, in welchen die Zahl viel geringer ist, wie ich durch weitere Zählungen festgestellt habe. In verschiedenen Zeitabständen machte eine Larve die folgende Anzahl von diesen zitternden Bewegungen: 120 — 40 — 24, 10 Minuten Pause, 180 — 240 — 228 — 200 — 280 — 160 — 140 — 160 — 160 — 180 — 160 — 155, 1 Minute Pause, 176 — 175 — 180 usw. Gleichzeitig mit dem Zittern führt die Larve mit dem Vorderende ihres Körpers pendelnde Bewegungen aus, entweder von oben nach unten oder von unten aufwärts oder von rechts nach links und umgekehrt, eventuell auch Bewegungen in Schleifen, Ellipsen und unregelmäßigen Kurven. Dabei quillt aus der trichterförmigen Öffnung eines auf der Unterlippe sich befindenden Gebildes, welches ringsherum mit zahlreichen ganz feinen Rinnen ausgerüstet ist — des Spinntrichters —, eine glasige Masse hervor, welche die Larve entweder in einen einzelnen dicken Faden oder in einige (z. B. acht) feine Fäden auszieht, oder sie läßt, indem sie den Spinntrichter an die Unterlage preßt, die Masse in Form eines Plättchens austreten, das wieder in einen Faden übergeht. Oft preßt die Larve ihre Unterlippe an die Zellwände und führt »Anstreichbewegungen« durch. Man sieht (siehe Abb. 1), wie sich die Larve nach und nach rückwärts krümmt, bis sie in der Mitte ganz gekrümmt ist, so daß das Kopfende sich mit dem Afterende in einer Ebene befindet. Dann nähert sich das Kopfende der Stelle, an welcher sich früher das Analende befand, bis die Larve wieder ausgestreckt ist und folglich sich in einer der am Beginn eingenommenen entgegengesetzten, umgekehrten Lage befindet. Der Verlauf der Umdrehung spielt sich in einer Reihe von einzelnen Phasen ab, so daß sich die Larve immer ein wenig zu der Stelle hinschiebt, zu welcher sie hinzielt, und gleich darauf macht sie wieder eine Rückwärtsbewegung. Diese ist aber nur partiell. Deshalb kommt sie durch diese »Hin- und Her«bewegungen doch nur immer ein wenig in der beabsichtigten Richtung nach vorwärts. Bei dieser durch Pausen unterbrochenen Umdrehung macht die Larve auch eine gewisse Bewegung um ihre Längsachse.

Wenn wir das Afterende einer Bienenlarve beim Spinnen beobachten, können wir feststellen, daß sie es abwechselnd an die Zellwand andrückt und wieder von ihr entfernt, was besonders gut zu sehen ist, wenn die Larve ausgestreckt ist. Aus dem Afterende tritt zeitweise außer bräunlichgelben, festeren, geformten und außer dünneren, gelblichbraunen, auf den Zellwänden sich zerschmierenden Excrementen auch noch eine weißliche bis grünliche, glasige, breiartige Masse, welche beim Andrücken des Afterendes an die Wand zerschmiert wird und sich in

Fäden auszieht. Man kann das gut beobachten, wenn sich das Hinterende der Larve zusammenzieht und infolgedessen von der Zellwand entfernt. Ich glaube die letztere Masse wahrscheinlich als eine Ausscheidung der promalpighischen Gefäße ansehen zu dürfen.

Nachdem die Larve eine Umdrehung vollführt hatte, kehrt sie, nach einer längeren oder kürzeren, bis einige Minuten dauernden Rast,

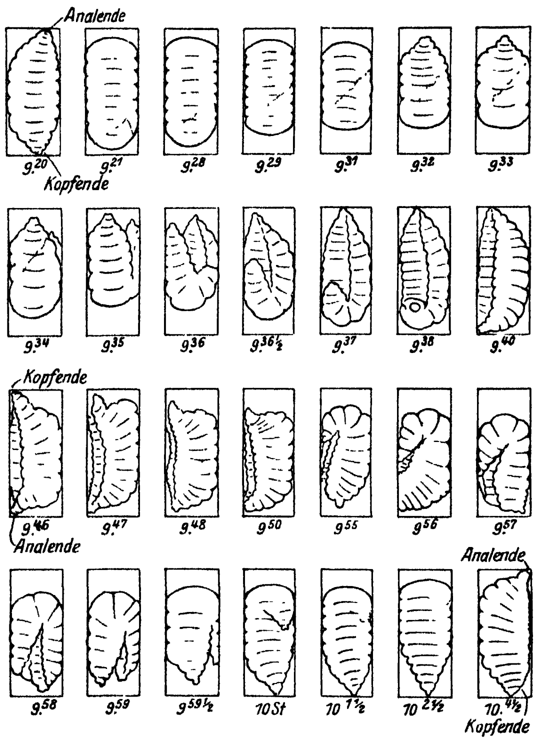


Abb. 1. Schematische Darstellung der Körperlagenveränderungen der Larven. Die Zeitabstände, in welchen die Veränderungen stattgefunden haben, sind unter den Bildern notiert.

auf ähnliche Weise wie zuvor wieder zurück. Die einzelne Umdrehung dauert verschieden lange, z. B. 16, 20, 25, 29, 30 Minuten.

So wälzt und dreht sich die Larve 2 Tage lang herum und verfertigt während dieser Zeit die Wände ihres Kokons. Diese sind nicht nur aus dem Secret hergestellt, das durch den Ausführungsgang der Spinndrüsen ausgeschieden wird. Einen wichtigen Bestandteil derselben stellen auch die Excremente und die Produkte der promalpighischen Gefäße und namentlich auch das Secret der peripheren Zellschicht der Körperoberfläche dar.

Durch diese Zellschicht wird eine Substanz ausgeschieden, die zu einer glasigen Masse erhärtet. Diese Substanz wird bei den »Hin- und Her«bewegungen der Larve abgewischt und zwischen das in Faden- und Plattenform abgesonderte Secret der Spinndrüsen eingerieben. Dies ist leicht ersichtlich, wenn man das Deckglas vom Glaskästchen abhebt. Auf seiner Innenseite kann man alle Bestandteile, aus denen die Larve ihren Kokon verfertigt, vorfinden.

Davon, daß wirklich alle genannten Bestandteile zum Aufbau des Kokons beitragen, kann man sich außerdem noch folgendermaßen überzeugen. Eine Larve, die wir uns auf die oben erwähnte Weise verschafft haben, wird mit dem Rücken nach unten an einen Objektträger mittels einiger (drei bis vier) aus Baumwollfäden oder Papierstreifen hergestellter Schlingen, welche mit Wachs am Objektträger befestigt werden, gefesselt. Dann befestigt man, ebenfalls auf seitlichen Wachsfüßchen, oberhalb der Larve ein Deckglas, so daß es nur dem aufwärts gekrümmten Kopfende aufliegt. Bei mikroskopischer Betrachtung mit kleiner Vergrößerung sieht man, daß — gleich nachdem die Larve die pendelnden Spinnbewegungen auszuführen begonnen hat — aus dem Spinntrichter der Unterlippe Fäden hervorzutreten beginnen, welche die Larve am Deckglase anklebt, indem sie den Spinntrichter hin- und herbewegt. Außerdem kann man in Fällen, in welchen sich die Larve in dem Bestreben, sich ihrer Fesseln zu entledigen, aus den hinteren oder allen Fesseln befreit, beobachten, daß die Stelle des Objektträgers, von der sich die Larve wegzog, mit einer Substanz, die bald in Form von schuppenartigen Gebilden erstarrt, bedeckt ist. Das ist das Secret des Hypoderms. Manchmal kann man direkt am Körper der gefesselten Larve, die wir unter dem Mikroskop beobachten, hervortretende Tröpfchen dieses Secretes sehen, die man nach ihrer Gelatinierung mit einer Pinzette abheben kann. Daß diese Tröpfchen sowie die Masse, die sich an den Stellen befindet, die von der gefesselten Larve verlassen wurden, nicht etwa aus Körperflüssigkeit bestehen, die vielleicht der beschädigten Körperoberfläche entquollen ist, wird klar durch die Tatsache bewiesen, daß sich die gefesselten Larven, unter denen ich die erwähnte Masse fand, ebenso wie die freien zu Puppen entwickelten. Dies wäre kaum geschehen, wenn die Larven verwundet worden wären. An den gefesselten Larven kann man auch ab und zu beobachten, daß nach der Entfernung der Excremente aus der Afteröffnung eine sich in Fäden ziehende, klebrige, meist farblose oder schwach grün gefärbte Substanz ausgeschieden wird. Man kann annehmen, daß es sich um das Secret der promalpighischen Gefäße

handelt. Die Ausscheidung der Hautzellen ist besonders bei Drohnenlarven auffallend stark.

Den Kokonbau kann man auch studieren, wenn man die aus den Zellen herausgekrochenen Larven in verschieden lange Glasröhrchen, welche einesteils denselben Durchmesser wie die Zellen einer Wabe besitzen, überträgt, andernteils in breiteren Röhrchen oder HANSENschen Kammern, eventuell auch in anderen kleinen Glasgefäßen verschiedener Form, bei 33—35° C hält. Bei derartigen Beobachtungen stellte ich eine Reihe interessanter Tatsachen fest. Ich erwähne nur die Hauptresultate:

Wenn man eine Bienenlarve in ein Röhrchen von dem Durchmesser einer Wabenzelle legt und dasselbe beiderseits mit Watte so verstopft, daß für die Larve nur ein Raum von den Dimensionen einer Bienenzelle übrig bleibt, so verfertigt die Larve einen ganzen, geschlossenen Kokon. Ist das Röhrchen breiter und länger oder auch nur bedeutend länger als die Bienenzelle und werden nun beide Enden mit Watte so verstopft, daß sich die Larve in einem längeren oder breiteren Raum bewegen muß, so entsteht ein Kokon, der bloß an einem Ende — an das die Larve früher hingelangt ist — geschlossen ist, oder er bleibt überhaupt offen. Auch in HANSENschen Kammern erzeugen die Larven keinen geschlossenen Kokon. Sie bespinnen und bedecken mit ihren Secreten und Excrementen den ganzen Boden dieser Kammern, ihre Wände aber nur zu einer bestimmten Höhe. Einen Deckel verfertigen sie nie. Eine Drohnenlarve, die ich in ein Röhrchen von 11 mm Breite legte, das an einem Ende zugeschmolzen und an dem anderen mit einem Wattestopfen verschlossen wurde, so daß für die Larve ein Raum von 12 mm Länge übrig blieb, verfertigte einen geschlossenen Kokon. Eine andere Drohnenlarve in einem Röhrchen von derselben Größe, das aber so verschlossen war, daß die Länge des freien Raumes doppelt so groß war, verschloß ihren Kokon nicht. Gleichfalls wurde der Kokon einer Königin, welche in ein ähnliches Röhrchen wie in dem letztzitierten Versuche gegeben wurde, und welcher ein freier Raum von 45 mm Länge belassen wurde, nicht bedeckt. Das zugeschmolzene Ende sowie die Wände bedeckte sie stark mit ihrem Gespinst und den anderen Kokonbestandteilen, aber zur Verschließung des Kokons kam es nicht. Die Wände wurden mit einem Überzuge versehen, der an verschiedenen Stellen des Röhrchens verschieden weit hin reichte, stellenweise bis zu einer Entfernung von 35 mm vom verschmolzenen Ende.

Aus diesen Beobachtungen ist ersichtlich, daß die Arbeiterinnenlarven sowie jene der Drohnen und Königin die Wände und Deckel ihres

Kokons nur da verfertigen, wo es ihnen möglich ist, die Fäden aus ihren Spinndrüsen direkt »aufzutragen« und die anderen Bestandteile, die den Kokon zusammensetzen, einzureiben. Dadurch erklärt sich die Beobachtung, die man hier und da bei schwächeren Völkern machen kann, deren Waben durch Wachsmottenbefall leiden, daß nämlich bei ihnen manchmal auch zahlreiche Zellen und mit ihnen auch die Kokons offen bleiben, da die Bienen die Zellen nicht verschlossen, sondern ihre Ränder nur etwas erhöht und verengt haben. Die Larve stellt in einer solchen unverdeckelten Zelle keinen Kokondeckel her. Sie selbst entwickelt sich aber auch in dem unverdeckelten Kokon ungestört weiter bis zur normalen Imago, wie ich mich in der Staatlichen Anstalt für Bienenforschung in Dol durch direkte Beobachtung überzeugen konnte.

Daß die Bienenlarven zur Verfertigung ihres Kokons notwendig einer Unterlage bedürfen, laßt sich sehr gut durch einen Versuch zeigen, in dem man die Larve, wie oben beschrieben, mit Baumwollfäden mit dem Rücken nach unten auf dem Objektträger befestigt, ihrem aufwarts gekrümmten Kopfende aber kein Deckglas anlegt. Da die so befestigte Larve die Absonderung ihrer Spinndrüsen auf keinen Gegenstand auftragen kann, läßt sie nur eine kleine Menge davon aus der Drüsenmündung heraustreten. Dieses Secret erstarrt in einen »Abguß« des Ausführganges und seiner Umgebung, den man leicht abnehmen kann. In den Sammlungen unserer Anstalt besitzen wir einen solchen Abguß der Drüsenmündung und des Spinntrichters mit einem Teile der Unterlippe, an dem man diese einzelnen Teile gut zu unterscheiden vermag. Besonders deutlich sind die zahlreichen feinen Rinnen des »Spinntrichters« zu sehen.

Wenn wir im Lichte unserer Versuche und Beobachtungen die bisherige Erklärungsweise der Entstehung des Kokons der Bienenlarve beurteilen, können wir feststellen, daß wir weder mit der Ansicht Arnharts, noch mit jener von Prell übereinstimmen können. (H. Prell, Der Kokon der Honigbiene. Erlanger Jahrb. f. Bkde. Bd. 2, S. 176, 1924, Hdb. IV, 2. Aufl., S. 85). Arnhart kann nicht recht behalten, wenn er meint, daß bloß der Kokondeckel aus Gespinst besteht, und daß sein Boden und seine Wände aus dem von der Hypodermis ausgeschiedenen Chitin zusammengesetzt sind. Durch Untersuchung des Kokons kann man sich leicht überzeugen, daß der ganze Kokon in allen seinen Teilen viele Fäden besitzt, die sichtlich aus den Spinndrüsen entstehen. Die direkte Beobachtung einer kokonspinnenden Larve in einem Glaskästchen zeigt deutlich, daß sie alle Wände, den

Grund sowie den Deckel mit dem Gespinst bedeckt. Gegen die PRELLsche Meinung muß hervorgehoben werden, daß es nicht richtig ist, »daß der ganze Kokon nur aus dem Secret der Spinndrüsen besteht, welches in Form von sich kreuzenden Fäden ausgeschieden wird und als Gespinst am Zelldeckel erstarrt, wogegen auf den Seitenwänden die weichen Gespinstfäden durch die Larve, welche die Zelle ganz ausfüllt, zu einem glasigen, glatten Häutchen zerwalzt werden«. Die Seitenwände des Kokons, sein Boden sowie Deckel bestehen, wie aus den durch meine Untersuchung gelieferten Beweisen erhellt, nicht nur aus Fäden des Spinndrüsensecretes, sondern auch aus einer durch die Körperoberfläche ausgeschiedenen Substanz. Außerdem trägt zum Kokonausbau außer den dünnen Excrementen auch das Produkt der promalpighischen Gefäße bei. Daß das glasige, glatte Häutchen nicht durch Zerwalzen der durch die Spinndruse produzierten Gespinstfäden entsteht, zeigen deutlich meine Versuche, bei denen es auf der Innenseite des Wattestopfens entstand, welcher das die Larve enthaltende Röhrchen verschloß. An dieser Lokalität konnte es sicher nicht durch ein »Auswalzen« der Gespinstfäden entstehen, da die weichen, nachgiebigen Wattefäden keine feste Unterlage dazu bieten, sondern das Häutchen auf der Watte entstand aus der Ausscheidung der Hypodermis. Dieses Secret wurde durch die Watteladen abgewischt und zwischen die durch die Spinndrüsen erzeugten, auf den Wattepfropfen aufgetragenen Faden eingerieben.

Sehr interessant ist die Frage, welche Bedeutung dem Kokon fur die postembryonale Entwicklung zukommt. Meine Beobachtungen deuten darauf hin, daß die feinen Gespinstwände als ein Faktor bei den Umgestaltungen, welche die Bienenbrut während ihrer Entwicklung zum fertigen Insekt durchmacht, zu betrachten sind. Daß ein einwandfreier Kokon keine unerläßliche Bedingung des ungestörten Verlaufes der einzelnen Entwicklungsstadien der Bienenbrut ist, zeigte ich durch weitere Versuche, welche nicht nur zur Klärung dieser Frage dienten, sondern auch eine Methode zum leichten Studium der weiteren Entwicklung einer Bienenlarve liefern sollten. Auch sollte festgestellt werden, ob die in oben geschilderter Weise in Glaskästchen gehaltenen Larven auch der weiteren Entwicklung bis zur normalen Imago fähig sind.

Bei diesen Versuchen stellte ich fest, daß die Bienenlarve zu ihrer weiteren ungestörten Entwicklung bloß eine feine Gespinstschichtunterlage haben muß, auf der sie liegt. Der Kokon muß also nicht nur nicht verschlossen sein, es brauchen sogar nicht einmal die Kokonwände zu bestehen, nur die Unterlage, auf der die Larve ruht, ist wichtig.

Wenn wir junge Puppen oder Larven, die ihr Gespinst soeben fertiggestellt haben, in Petrischalen, HANSENsche Kammern oder Glasröhrchen und Kästchen übertragen, so daß sie direkt am Glase liegen (ohne Gespinstunterlage), dann verläuft ihre Weiterentwicklung gewöhnlich nicht normal, es kommt zu Entwicklungsstörungen. So z. B., wenn ich aus einer verdeckelten Weiselzelle eine noch ganz weiße, erst in Entwicklung stehende Puppe in ein an einem Ende zugeschmolzenes Glasröhrchen gab, entstand aus ihr eine Königin mit mißgebildetem Russel, verkrümmten Beinen und verkruppelten, verschrumpften Flügeln. Die Hautungsreste bleiben auf so gewonnenen Bienen gewöhnlich haften. Daraus ist ersichtlich, daß die Gespinstunterlage auch mit der normalen Häutung in kausaler Beziehung steht. Dagegen aber entwickelten sich in Glaskästchen, von denen ich die Deckglaser, mit welchen sie bedeckt waren, abnahm — während die darin enthaltenen Larven schon bewegungslos waren — nach normaler Zeit ganz defektlose Jungbienen, obzwar sie von einer Seite ohne Kokondeckel, welchen ich mit dem Deckglase abnahm, waren.

Das gleiche Resultat ergaben auch diejenigen Larven, welche ihre Entwicklung in HANSENschen Kammern durchmachten, in welchen der Boden mit Gespinst bedeckt war, aber die Wande ringsherum nur teilweise damit versehen waren, wobei die Kammern oben offen gelassen wurden. Auch aus solchen Kammern kamen in normaler Zeit vollkommene Jungbienen hervor. Endlich habe ich auch in Petrischalen, in welchen eine Gespinstschicht nur am Boden zustande kommt, ganz normale Königinnen, Arbeiterinnen und Drohnen erhalten.

Durch die letzteren Versuche wurde gezeigt, daß sich in der obenerwähnten Weise einer Wabe entnommene Bienenlarven unter geeigneten Umständen (33–35° C, genugende Luftfeuchtigkeit) auch in Petrischalen züchten lassen, wo man ihre Entwicklung zur Puppe und schließlich zur fertigen Biene direkt beobachten kann (siehe Abb. 2, 3, 4, 5). Bis jetzt war es nur mit großer Mühe möglich, eine komplette Entwicklungsreihe der Bienenbrut zu erhalten. Es war nötig, ganze Waben abzusuchen, Zellen zu zerstören oder störende Eingriffe im betreffenden Bienenstock zu unternehmen, um zum Ziele zu gelangen.

Meine Methode ermöglicht experimentelle Eingriffe auf jedem Entwicklungsstadium und die direkte Verfolgung ihrer Effekte mit Mikroskop, Photographie, Kinematographie. Sie ermöglicht auch eine bequeme Materialbeschaffung für deskriptive Studien von Tag zu Tag, ja von Stunde zu Stunde, und wir können uns, was das Alter des betreffenden Objektes anbelangt, nicht täuschen. Auf diese Weise wird

es möglich sein, die noch nicht vollkommen bekannten inneren Vorgänge des Entwicklungsverlaufes genau kennen zu lernen. In dieser Richtung haben wir weitere Untersuchungen begonnen. Auch zu Demonstrationszwecken beim Schulunterricht wird auf diese Weise dem Lehrer eine sehr willkommene, bequeme Möglichkeit geboten, seinen Schülern den ganzen Werdegang der Biene zu demonstrieren. Man kann in den Petrischalen schön verfolgen, wie ihr Boden langsam durch alle Gespinstelemente, von denen oben die Rede war, mit Excrementen angefangen, bedeckt wird. Dann folgt die Ruheperiode der Larve, die Einschnürung hinter dem Kopfende, die Umbildung zur Puppe, die ersten Bewegungen, und schließlich erscheint die normal entwickelte Imago. Ich züchtete auf diese Weise weit über 100 Bienen verschiedener Größe, die ich dann über eine Woche in einem Kästchen hielt, wo sie sich ganz so wie normal geschlüpfte Arbeitsbienen benahmen. So kann man auch die Königin und Drohnenlarven züchten. Es ist sehr interessant, daß mit Drohnenlarven die Versuche schlechter zu gelingen pflegen als mit den Larven der weiblichen Stockinsassen. Diese Tatsache kann

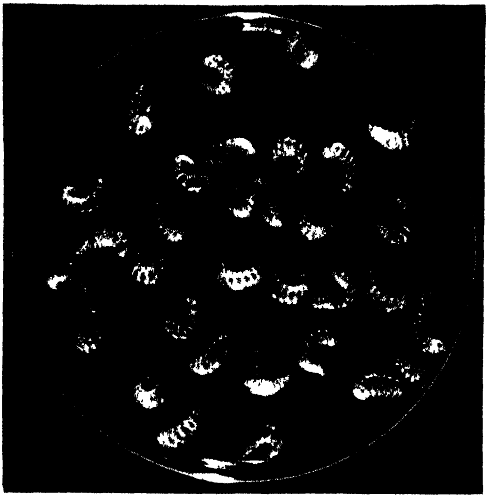


Abb 2. 4–5 Tage alte, aus den Zellen der Wabe selbst herausgekrochene Larven in einer Petrischale.



Abb 3. Aus solchen Larven in der Petrischale entwickelte Puppen

man einerseits in dem Sinne erklären, daß die Drohnenlarven nicht so leicht die Zellen der in den Thermostat gestellten Wabe verlassen und man sie künstlich herausziehen muß, wobei sie leichter beschädigt werden können. Andererseits kann man die schlechteren, mit Drohnenlarven erzielten Resultate durch ihre geringere Widerstandskraft, welche auch die entwickelten Drohnen gegenüber den Arbeiterinnen, und man kann im allgemeinen sagen, überhaupt die Männchen gegenüber den Weibchen aufweisen.



Abb 4. Puppen in vorgeschrittenen Entwicklungsstadien. Man sieht auf dem Boden der Petrischale Faden des Spinndrüsensecrets, zwischen ihnen Excremente und eine von der Körperoberfläche ausgeschiedene Substanz.

Wie oben erwähnt, waren nicht alle der in Petrischalen aufgezogenen Bienen von gleicher Größe. Dieser Umstand hängt mit dem verschiedenen Alter der zum Versuch verwendeten Larven zusammen. Die aus jungen Larven erzielten Puppen waren auffallend klein, manchmal auch unvollkommen entwickelt und in einigen Fällen auch unsymmetrisch. Bei zwei im Vorjahre gezüchteten Übergangsstadien war eine Kopfseite stark gewölbt, mit großen Facettenaugen, die andere weit kleiner, mit kaum kenntlichen Facettenaugen. Drei von den vollkommen entwickelten Nymphen gelang es so lange lebend zu erhalten, bis Jungbienen entstanden, deren Färbung und Haarkleid normal waren, und



Abb. 5. In der Petrischale herangezuchtete Jungbienen

die sich lebhaft bewegten. Nur ihre Flügel waren nicht ausgeglichen und hafteten am Körper.

Die Größen- und Gewichtsunterschiede der von Larven verschiedenen Alters erhaltenen Puppen waren sehr auffallend. Manche von ihnen waren 7 mm, andere 8—9—10 mm lang. Aus 5tägigen Larven entstanden 12 mm lange Bienen. Die Breite der Puppen variierte im Verhältnis zur Länge.

Da es mir bei der Beobachtung der Larvenentwicklung außerhalb der Wabenzellen immer nur gelang, aus mindestens 4—5 Tage alten Larven Jungbienen zu erhalten — aus jüngeren entstanden nur Übergangsformen und kleine Nymphen, die aber bald abstarben —, versuchte ich eine andere Methode, um Zwergbienen zu erhalten. An einer dem Stocke entnommenen Brutwabe schnitt ich von einer Gruppe verdeckelter Brutzellen die Deckel ab, so daß ich eine zusammenhängende Zelldeckelplatte zur Verfügung hatte. Diese klebte ich dann auf eine Zellgruppe, in der sich $2^1/_2$- und 3—4tägige Larven befanden. Dann schnitt ich den diese künstlich verdeckelten Zellen enthaltenden Teil aus der Wabe heraus und gab ihn in einen kleinen Käfig, welchen ich in die erweiterte, durch die Zellentnahme entstandene Öffnung in der Wabe hineinpreßte. Die Wabe wurde gleich darauf in den betreffenden Stock wieder eingehängt. 8 Tage darauf nahm ich den Käfig aus dem Stocke heraus und öffnete einige der von mir verdeckelten Zellen. In einigen befanden sich schon verwesende Larven, in anderen waren sie schon im Übergangsstadium. Eine von diesen war 9 mm lang, hatte schon ihre Mundwerkzeuge in Entwicklung begriffen, aber die linke Seite ihres Kopfes war stark ausgewölbt, mit großen Facettenaugen, wogegen auf der rechten Seite die Facettenaugen nur klein waren. Dann wurde das betreffende Stückchen Wabe im Thermostat bei etwa 35° C untergebracht. 2 Tage später — also 10 Tage nach der künstlichen Verdeckelung — wurden aus den verschlossenen Zellen die weiteren Übergangsstadien und Nymphen entnommen. Die kleinsten waren 7, andere 8 oder 9 und 10—11 mm lang. Bei einer 9 mm langen Nymphe, die sonst normal entwickelt war, war die Plastik des Kopfvorderteiles dadurch verändert, daß die Mitte von einer außerordentlich tiefen und breiten Furche durchzogen war und in dem ganzen oberen Teile das Gehirn auffallend hervortrat. Man konnte genau die Lobi optici bis zu den Facettenaugen verfolgen. Der unter dem Gehirn befindliche Kopfteil war vertieft, nur der Clypeus und die in Ausbildung befindlichen Mundteile traten vor. Die Brust war samt den sich entwickelnden Flügeln und Füßen im ganzen normal. Der Hinterleib war auffallend

schmäler und rückwärts spitziger und kürzer als bei einer normalen Nymphe.

Am 11. Tage nach der künstlichen Bedeckelung wurde eine weitere Zelle geöffnet. In dieser wurde eine vollkommen entwickelte Nymphe gefunden, mit pigmentierten Augen, $10^1/_2$ mm lang und 0,11825 g wiegend. Eine Kontrollnymphe aus einer normal verdeckelten Zelle wog 0,1415 g und war 12 mm lang. Einen Tag darauf wurde aus einer anderen künstlich verdeckelten Zelle ebenfalls eine vollkommen entwickelte, schon violette Augen besitzende Nymphe herausgenommen, die, nachdem sie in den Thermostat zurückgegeben wurde, sich im Laufe von 3 Tagen zu einer Jungbiene von $10^1/_2$ mm Länge entwickelte.

Am 14. Tage nach der vorzeitigen Bedeckelung kroch aus einer Zelle eine kleine Jungbiene, die 0,084 g wog, und einer anderen, deren



Abb. 6a, b und c Zwergbienen, die sich aus vorzeitig künstlich bedeckelten Larven entwickelt haben. d Normale Biene.

Deckel schon angenagt war, wurde eine Jungbiene im Gewicht von 0,0735 g entnommen. Endlich wurden am 15. Tage aus den letzten Zellen Zwergbienen (siehe Abb. 6) herausgenommen, die nur 0,069 bis 0,062 g wogen, vollkommen entwickelt, dunkel gefärbt und mit normalem Haarkleid bedeckt waren. Nur die Flügel waren unentwickelt. Kontrolljungbienen, demselben Stocke entnommen, wogen durchschnittlich 0,1114 g (Durchschnitt von 10 gewogenen Jungbienen).

In unserer Versuchsanstalt in Dol erhielten auch Dr. Peterka und Ing. Hajdak Zwergbienen, und zwar aus einem Versuchsvölkchen, das nur aus alten Bienen bestand und zur Brutaufzucht gezwungen wurde. Obzwar sich dieses Völkchen eine ganz normale Königin züchtete, schlüpften aus den Arbeiterinnenzellen zahlreiche Zwergbienen. Es wurde in diesem Völkchen eben alles für die Ernährung der Königin aufgespart, und die Arbeiterinnenbrut wurde vorzeitig bedeckelt.

Ein ganz analoges Resultat erhielten Dr. Peterka und Ing. Hajdak auch dann, wenn sie ganz junge, 2—3tägige Bienen veranlaßten, die

Brut zu pflegen. Auch diese Bienen verschlossen die Zellen vorzeitig. Als Resultat entstanden ebenfalls Zwergbienen.

Daß nicht die ungenügende Zellgröße direkt die Entstehung der Zwergbienen bewirkt, erhellt aus dem Umstande, daß wir auch aus kleinen Weiselzellen so große Königinnen erhalten konnten, daß sie in ihnen eine gekrümmte Lage einnehmen müssen und oft eingingen, weil sie die Zellen nicht verlassen konnten.

Die Zwergbienen entstehen also, wie auch aus anderen Versuchen, namentlich den von NELSON, hervorgeht, infolge der Verkürzung der Fütterungsdauer der Larven, und zwar auch bei ganz entsprechender Qualität des Futtersaftes, genügendem Raum und angemessener Temperatur.

Anmerkung: Vorlaufige Mitteilungen uber die in dieser Arbeit behandelten Versuche wurden in verschiedenen Nummern der Monatsschrift ČESKÝ VČELAŘ, Jahrg. 1928—1929, veroffentlicht.

Zur Morphologie, Homologie und Funktion der Genitalnäpfe bei Hydracarinen.
(Versuch einer Analyse mit Hilfe vitaler Elektivfärbungen.)

Von

L. Halík.

(Arbeiten der biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft im Zoologischen Institut der Deutschen Universität Prag.)

Mit 8 Abbildungen im Text und Tafel 4.

Inhalt.

I. Einleitung.

Diese Studien wurden in der Absicht unternommen, alle Methoden, Gesichtspunkte und Erfahrungen der vitalen Färbung, die sich bei *Daphnia* so bewährt hatten (vgl. GICKLHORN und KELLER 1926a), an geeigneten Formen der Hydracarinen auszuwerten. Eine eingehende Beschäftigung mit der Morphologie, Systematik und Ökologie dieser Tiergruppe verschaffte mir zunächst den Vorteil, unter den Versuchsobjekten die besonders günstigen Formen bald herausfinden zu können.

An *Unionicola crassipes* O. F. Müll., *Piona coccinea* C. L. Koch und anderen kleineren Formen dieser Gattung, die in der Umgebung von Prag an gewissen Lokalitäten in großer Menge vorkommen, wurden deshalb die orientierenden Versuche ausgeführt. Eine vorläufige Übersicht der Ergebnisse zusammen mit einer genaueren Morphologie von *Piona coccinea* C. L. Koch habe ich bereits anläßlich eines Vortrages gegeben (vgl. Halík 1929). In einer folgenden Mitteilung (Halík 1929a) behandelte ich dann den Bau und die Funktion bisher unbekannter Sinnesborsten bei den gleichen Formen.

Seither habe ich dieses Thema weiter verfolgt und mich hauptsächlich mit dem Studium der Genitalnäpfe beschäftigt, verschiedene Farbstoffe an verschiedenen Vertretern der Hydracarinen angewendet, so daß ich jetzt in der Lage bin, ein bis zu einem gewissen Grade abgeschlossenes Bild der Morphologie, Funktion und Homologie dieser bisher so fraglichen Organe zur Diskussion vorlegen zu können.

Einleitend darf ich weiter darauf aufmerksam machen, daß in der so umfangreichen Literatur über Wassermilben sich bisher keine Studie vorfindet, welche die vitale Färbung planmäßig in systematisch angelegten Versuchen als Untersuchungsmethode benutzt. Nur zwei Angaben (Claparède 1868 und Thon 1900) betreffen die Anwendung von Reagentien und Farbstoffen an lebenden Hydracarinen; doch ist offensichtlich, daß es sich nur um zwei gelegentliche Versuche und Beobachtungen handelt. Für die vitale Färbung ist also ein vollständig unbebautes Feld offen.

II. Historisches und Nomenklatur.

In der Literatur finden wir über die Genitalnäpfe nur gelegentliche Bemerkungen; eine spezielle Arbeit darüber existiert bisher nicht, trotzdem es sich um Organe handelt, die für die ganze Gruppe der Milben (*Acarina*) von grundsätzlicher Bedeutung sind. Aus der großen Zahl der Publikationen über Wassermilben habe ich deshalb jene Bemerkungen und Sätze ausgesucht, die Anschauungen über die Morphologie und Funktion dieser Organe betreffen und gleichzeitig zeigen, wieviel noch zu erklären und zu vereinigen übrig bleibt.

Einige der Hypothesen über den Bau und die Funktion der Genitalnäpfe können wir wohl heute als erledigt betrachten. Die weitaus größte Mehrzahl wird in den Arbeiten aber immer wieder zitiert, ohne daß die jeweiligen Autoren sich für eine bestimmte Ansicht entscheiden und Gründe dafür anführen. Eine allgemeine Anerkennung fand keine von den nachfolgend zitierten Vermutungen. Doch hat man nach einer vergleichenden Lektüre der Arbeiten den Eindruck, daß eine Saug-

oder Haftfunktion von den meisten Autoren zumindest für gewisse Formen stillschweigend anerkannt wird. Experimentell gestützte Beobachtungen werden begreiflicherweise nirgends geboten.

Was die älteste Literatur[1] betrifft, so kommt diese für unser Thema kaum in Betracht. Die Genitalnäpfe, deren Morphologie und Funktion unsere Arbeit behandelt, sind den meisten alten Zoologen entweder unbekannt geblieben oder bloß mit verschiedenen Namen bezeichnet worden. Von den Autoren vor CLAPARÈDE möchten wir hier nur DUGÈS, KOCH und BRUZELIUS erwahnen.

Bei DUGÈS (1834) finden wir noch keine Vermutungen über die Bedeutung der Genitalnäpfe; er hat diese aber schon wahrgenommen, da er in seiner Diagnose der Gattung *Atax* sagt: »Vulvae labia tribus stemmatibus ornata«. C. L. KOCH (1835—1841) bezeichnet in seiner bekannten, aber wenig kritischen Arbeit die Genitalnapfe teilweise als »Rückenstigmen«, eine Deutung, die CLAPARÈDE spater einer Kritik unterzog. (CLAPARÈDE 1868, l. c. S. 447.) BRUZELIUS (1854) nennt diese Organe einfach »Stigmata«.

Genauere Angaben uber den Bau und die vermutliche Funktion der Genitalnapfe findet man erst bei CLAPARÈDE (1868). Er nennt die Organe »Saug- oder Haftnapfe« und war der Meinung, daß sich ein »weicher, contractiler Schlauch . . . durch die am Grunde des Saugnapfes gelegene Öffnung zum Napf herausstulpen kann« (l. c. S. 541, Taf. 33, Fig. 4). CLAPARÈDES Angabe ist aber kaum diskutabel und spater nie bestatigt worden. Schon KRAMER (1875) sagt vorsichtig: »E. CLAPARÈDE spricht seine Meinung dahin aus, daß aus der kleinen Pore, die man in dem Napf meistentheils beobachtet, eine Blase herausgedrängt werde, sobald von dem Tier eine Anheftung beabsichtigt wird. Von einer solchen Blase vermochte ich eine Spur nicht zu finden. Ist damit ein wirkliches Fehlen auch noch nicht erwiesen, so ist sie doch jedenfalls da nicht vorhanden, wo gar keine Porenoffnung in dem Napf bemerkbar ist, wie es doch vorkommt z. B. bei *Limnesia maculata*. Auch da ist ein Hervortreten einer Blase nicht wahrscheinlich, wo die Öffnungen in den Napfen zu winzigen Lochern werden« (l. c. S. 268—269).

KRAMER stellt auch alle Einwande gegen die Saugfunktion der Genitalnapfe zusammen, bringt aber keine eigene Hypothese uber ihre Funktion vor, sondern bezeichnet sie einfach als »Porenkanale . . ., welche bei der großen Mehrzahl der Hydrachniden die Geschlechtsöffnung umgeben«. Anschließend daran sagt er weiter: »Wenn sonach es nicht anzunehmen ist, daß die Napfe wirklich Saugnapfe darstellen, so bleibt nichts andres ubrig, als sie als besonders gestaltete Porenöffnungen[2] anzusehen« (l. c. S. 268 und 269). Daß sie in der Tat mit einer Membran überspannt und auf diese Weise geschlossen sind, war KRAMER eben noch nicht bekannt.

Seitdem es mit Hilfe vitaler Farbung gelungen ist, die in der Haut von *Eylais* LATR. zerstreuten winzigen Kolben mit den Genitalnäpfen zu homologisieren (was schon THON vermutete), interessiert uns auch KRAMERS (1875) Beschreibung der Haut dieser Gattung. Diese Frage soll aber gesondert zusammen mit den Angaben von CRONEBERG (1878) behandelt werden (vgl. S. 239).

[1] Wer sich dafur interessiert, findet Übersichten in den Einleitungen hauptsächlich bei CRONEBERG 1878, SCHAUB 1889 und PIERSIG 1897—1900.

[2] Im Original nicht gesperrt.

10 Jahre nach CRONEBERG hat v. SCHAUB (1888) seine bekannte Arbeit über die Anatomie der Gattung *Hydryphantes* C. L. KOCH publiziert. SCHAUB vermutet, daß die Genitalnäpfe bei der Gattung *Hydryphantes* »durch eigenthümliche, halbkugelförmig vorspringende Chitinknöpfe ersetzt werden«. SCHAUB hat nicht nur die Genitalnäpfe der anderen Hydracarinen für oben offene »Näpfe« gehalten, sondern auch den mittleren Napf bei *Hydryphantes* ganz anders als die zwei übrigen beschrieben und interpretiert. Er vermutet, daß der mittlere Napf nur aus einem »napfförmigen Chitinring« besteht. In seinem Präparat, wie man auch aus der Zeichnung sieht, hat SCHAUB das mittlere Napfpaar offenbar mehr en face gesehen, so daß er den Membran- oder Knopfteil nicht gut wahrnehmen konnte und der Schatten des seitlichen Chitins wirklich bloß einen Ring vortäuschte. Das vordere und hintere Napfpaar findet man mehr im Profil gezeichnet, und im Einklang damit sind ihre Chitinteile (Taf. 2, Fig 5) und auf einer anderen Figur (Taf. 1, Fig. 1) auch die naheliegende Muskulatur richtig gezeichnet. Die falsche Vorstellung, daß das mittlere Napfpaar bei *Hydryphantes* prinzipiell anders gebaut ist, als die übrigen, hat SCHAUB auch zu einer verschiedenen Interpretation veranlaßt. Er vermutet, daß die mittleren zwei Näpfe »ihrer Funktion nach wohl als wirkliche Haftorgane aufzufassen« sind, »welchen insbesondere die gegenseitige Fixirung beider Geschlechter während der Begattung obliegen durfe«. Nach diesem Autor stellen »die Chitinknöpfe dagegen hohle, aus homogenem starken Chitin gebildete Halbkugeln dar, welche auf einem Chitinring den Genitalplatten aufsitzen und insbesondere in Beziehung zum Copulationsvorgange treten, als innen an jedem derselben je ein kurzes, dickes Bündel starker, quergestreifter Muskeln angesetzt ist, welches mit seinem anderen Ende an die Copulationsorgane herantritt«. — Diese Muskeln unter den Genitalnäpfen hält SCHAUB offenbar für sehr wichtig, da er weiter sagt: »Die Aufgabe dieser vier Muskelbundel, den Copulationsvorgang zu unterstutzen, ist durch ihre Lage und Anordnung wohl unzweifelhaft.«

Auch MICHAEL (1895) beschaftigt sich in seiner Anatomie von *Panisus petrophilus* (MICH.) ziemlich genau mit der Morphologie der Genitalnäpfe, beschreibt und zeichnet die fraglichen Zellen, welche unter ihnen sitzen, und findet wie HALLER, daß sich diese Zellen auf Schnittserien auffallend stark mit Pikrocarmin farben. Gleichzeitig macht er darauf aufmerksam, daß das Ganze an ein Sinnesorgan erinnert; doch sagt MICHAEL uber die Funktion der Genitalnapfe bloß aus, daß sie in irgendeiner Beziehung zu den Geschlechtsorganen stehen.

10 Jahre nach der Studie von SCHAUB erschien wieder eine neue, sich speziell mit der Anatomie der Wassermilben beschäftigende Publikation, und zwar von H. M. POLLOCK (1898). Trotzdem dieser Autor in der Einleitung zu seiner Arbeit bemerkt, daß seiner Meinung nach auf seine eigenen Befunde und Beobachtungen an den Genitalnapfen besonderer Wert gelegt werden soll, hat seine Ergebnisse in der Folgezeit niemand bestätigen können. POLLOCK hält die Genitalnäpfe für besondere Drüsen, nennt sie »genital plate glands« und meint auch, eine Mündung gefunden zu haben. Ein Verdienst POLLOCKS besteht jedoch darin, daß er die specifischen, unter den Genitalnäpfen sitzenden Zellen näher beschrieben hat. Diese sind meiner Meinung nach identisch mit dem »Schlauch« bei CLAPARÈDE (1868, l. c. S. 541; vgl. dazu auch S. 225).

Ziemlich genau behandelt THON (1900) unser Thema, wobei aber der größte Teil seiner Angaben nur Zitate aus SCHAUB, HALLER und MICHAEL ist. Inter-

essant ist, daß auch Thon die Genitalnäpfe bei der Gattung *Hydryphantes* für grundsätzlich anders gebaut hält. Bemerkenswert ist Thons erster Versuch der Vitalfärbung von Genitalnäpfen, indem er »viele Exemplare zahlreicher Species in verschieden starke Methylenblaulösungen ... legte, in denen sie ziemlich lange, bis zu einer Woche, lebend blieben«. Das Ergebnis beschreibt Thon mit den Worten: »Zu meiner Verwunderung fand ich, daß bei allen geprüften Species der Gattungen *Atax, Curvipes, Neumania* usw. diese ‚Haftnapfe' an lebenden Tieren sich sehr bald intensiv blau, fast schwarz farbten und auffallend hervortreten. Dadurch ist der Nervencharakter[1] dieser Organe bewiesen.« (Thon 1900, l. c. S. 120). Die vitale Methylenblauspeicherung allein genügt aber zur sicheren Feststellung der Nervenelemente nicht, und auch die Tatsache, daß sich mit Methylenblau nur die obere Membran und die Zellen färben, ist Thon entgangen.

Auf Grund seiner Studie empfiehlt schließlich Thon als die richtige Benennung der Genitalnapfe »Genital-Sinneskörperchen« (l. c. S. 121). Diese Bezeichnung ändert er wieder gelegentlich einer Beschreibung von Wassermilben aus dem Bohmerwald in »Erechthaesthacten« (’*Ερεχθίζω*-reizen, *αἰσθάνομαι*-empfinden) um (Thon 1901, l. c. S. 280). Schon dem Namen nach halt Thon also die Genitalnäpfe für Organe, die dazu bestimmt sind, das sexuelle Empfinden zu perzipieren.

Sehr gründlich beschreibt Thon später (1903) die in der Haut von *Eylaïs* Latr. und *Limnochares* Latr. frei zerstreuten »Erechthaesthacten« und ist gleichzeitig der erste und einzige, der diese winzigen Organe fur homolog mit den Genitalnäpfen der anderen Wassermilben hält. Thon unterscheidet auch an den Erechthaesthacten vier Teile, und zwar das Erechthopoma, Erechthotrema, Peritrema und Erechthozyt (l. c. S. 14—18). Da seine Angaben sich hauptsächlich auf *Eylaïs* beziehen, möchte ich sie noch später ausfuhrlicher erörtern (s. S. 240).

Thon hat sich in seinen Arbeiten bemüht, die Genitalnapfe als Sinnesorgane zu erklaren, fand aber wenig Zustimmung. In der Bearbeitung der Wassermilben in der »Biologie der Tiere Deutschlands« von Viets finden wir die Genitalnäpfe in dem Kapitel »Nervensystem und Sinnesorgane« nicht eingereiht (s. Viets 1923, l. c. S. 36—38). Auch Thor (1925) akzeptiert nicht die Anschauung Thons und erwähnt sie nur mit den Worten: »Ob z. B. die bei so vielen *Acarina* vorhandenen Genitalnäpfe Sinnesorgane eigener Art repräsentieren, wie z. B. K. Thon behauptet, ist noch zweifelhaft« (l. c. S. 304). Dagegen sagt Lundblad in der neuesten Zeit: »Diese Organe sind sicher Sinnesorgane. Sie sind entweder in die weiche Haut eingebettet oder sitzen auf besonderen sogenannten Genitalplatten, die die Genitalöffnung begrenzen« (Lundblad 1927, l. c. S. 201).

Die größte Aufmerksamkeit widmet Thor (1928a) der Frage der Genitalnäpfe erst in der Fortsetzung der oben erwahnten Arbeit. Nachdem Thor die wichtigsten Anschauungen früherer Autoren zusammenfaßt, kommt er auch auf Grund eigener Beobachtungen zu einer Meinung, die er mit folgenden Worten äußert: »Einer einzigen dieser Hypothesen allein den Vorzug zu geben vermag ich nicht, unter anderem aus dem Grunde, daß die physiologische Funktion wahrscheinlich nicht bei allen dieselbe, sondern verschieden ist. Ich schließe dies zum Teil aus der verschiedenen Struktur.« ... »Es ist also meine Auffassung, daß die Genitalnäpfe sich in verschiedenen Familien und Ordnungen verschieden-

[1] Im Original nicht gesperrt.

artig differenziert und modifiziert haben, obwohl sie ursprunglich als einwertige Organe (Haftorgane) geerbt sind (l. c. S. 147).«

Neu sind zwei weitere Anschauungen von THOR, daß nämlich die hypothetische klebrige Substanz, die die Genitalnapfe ausscheiden sollen, »in gewissen Fällen auch als Klebestoff für die Befestigung der Eier nutzlich sein . . . dürfte« (S. 149), und daß das Öffnen der Genitallefzen vielleicht durch den Druck der »inneren Napfe« hervorgerufen wird (S. 150). Beide Hypothesen werden noch in der Diskussion erwahnt. Viel Wert legt THOR in dieser wichtigen Publikation auf den Unterschied zwischen den »inneren« und »äußeren« Napfen (auf S. 146—151 und 190—195), was vielleicht bei der Funktion in Betracht kommt, sonst aber meiner Meinung nach nicht von grundsätzlicher Bedeutung ist. Die Entstehung der Genitalklappen oder -lefzen kann man sich doch kaum anders vorstellen, denn als eine Hautduplikatur, die sich über die nahen, bei der Genitalspalte liegenden Napfe umstulpt. Diejenigen Genitalnapfe, welche weiter von der Genitalspalte inseriert sind, bleiben dabei als »außere« auf der Oberseite der Klappen. Weitere Angaben THORS haben mehr fur die Phylogenie Interesse.

Wenn man also die bisherigen Vermutungen und Äußerungen über die Funktion der Genitalnäpfe zusammenfaßt, so ergibt sich folgende Übersicht der Deutungen:

1. Hautporen. KRAMER (ohne besondere Angabe dieser Funktion).

2. Ansatzstellen der Muskulatur. SCHAUB (bloß fur das erste und dritte Napfpaar bei *Hydryphantes* C. L. KOCH angenommen).

3. Haft- oder Saugfunktion. CLAPARÈDE (Blaschen, die beim Saugen angeblich herausgestulpt werden). SCHAUB (bei *Hydryphantes* C. L. KOCH bloß für das zweite Napfpaar, das bei der Begattung die beiden Geschlechter gegenseitig fixiert).

4. Mechanische Funktion. THOR 1928a (das Öffnen der Genitalletzen soll vielleicht durch Druck der »inneren Napfe« hervorgerufen werden).

5. Drusen. POLLOCK (beschreibt ihre angeblichen Ausfuhrungen). NORDENSKIÖLD (vermutet, daß das Secret unbekannter Natur durch das Chitinhautchen diffundiert). THOR 1928a (das Secret der Drusen soll vielleicht in gewissen Fällen als Klebestoff fur die Befestigung der Eier dienen).

6. Sinnesorgane. HALLER (vergleicht sie mit den Gehörorganen bei *Dytiscus* LIN.). MICHAEL (macht darauf aufmerksam, daß die Gebilde den Eindruck eines Sinnesorgans machen). THON 1900 (glaubt sie als Sinnesorgane unbekannter Funktion nachgewiesen zu haben). THON 1901 (Erechthaesthaeten, Receptoren des sexuellen Empfindens). LUNDBLAD (sicher Sinnesorgane ohne näher angegebene Funktion).

Bei *Eylais* LATR.[1].

7. Narben nach ausgefallenen Harchen. KRAMER.

8. Hautpapillen. NORDENSKIÖLD.

Drusen. POLLOCK.

Sinnesorgane. HALLER, THON (1903).

Diese kurze Übersicht zeigt wohl eindringlich, wie verschiedenartig die Funktion der Genitalnäpfe bisher beurteilt wurde, ohne daß man auch nur bei einem Autor einleuchtende Beweise für eine bestimmte Ansicht

[1] Vgl. S. 239.

findet. Diese Tatsache drückt sich auch in der ganz uneinheitlichen Nomenklatur der Genitalnäpfe aus, was eine kleine Auswahl der Termini veranschaulichen kann: So finden wir Namen wie: Stemmata (DUGÈS), stigmata (BRUZELIUS), Rückenstigmen (KOCH 1835—1841 partim), Haftnäpfe, Saugnäpfe (CLAPARÈDE, NALEPA 1884 und 1885, l.c. S. 211 und 131), Näpfe, Geschlechtsnäpfe, Porenkanäle, die die Geschlechtsöffnung umgeben (KRAMER), stigmer (NEUMAN 1880), Chitinknöpfe, napfförmiger Chitinring (v. SCHAUB partim), »suckers«, genital plate glands (POLLOCK), Genitalsinneskörperchen (THON 1900), Erechthaesthaeten (THON 1901), ventose (MONTI 1905), dischi genitali (MAGLIO 1928), disques génitaux (in französisch geschriebenen Arbeiten) usw.

III. Material und Methodik.

Trotzdem Einzelheiten der angewendeten Färbungen in den folgenden Kapiteln fallweise erörtert werden, möchte ich die allgemeinen Gesichtspunkte besonders hervorheben. So einfach die Technik der Vitalfärbung an unserem Objekt auf den ersten Blick erscheint, so erfordert sie doch ausreichende Erfahrung und Übung. Das gilt sowohl bezüglich der Auswahl und Behandlung des Versuchsobjektes, als auch bezüglich der Wahl und der Herstellung der jeweils verwendeten Farbstofflösungen. Das Versuchsmaterial wurde in verschiedenen Gegenden der Umgebung von Prag (Jevaner Teiche, ein Bergbach bei Všenory, Inundationstümpel bei Měchenice usw.) mit einem Kotscher und einem Wassersiebnetz gefangen. Die ersten Versuche wurden begreiflicherweise an dem Material vorgenommen, das mir in größter Menge zur Verfügung stand, wobei meine Versuchsobjekte in großen, flachen Kristallisierschalen gehalten wurden. An gleichmäßig behandeltem Material derselben Lokalität sind im Einklang mit den Erfahrungen von GICKLHORN an *Daphnia* die Resultate der Färbung speziell an den Genitalnäpfen recht gleichmäßig. Für die vergleichend morphologischen Studien benötigte ich natürlich ein möglichst gattung- und artenreiches Material, von dem mir leider oft nur wenig Individuen zur Verfügung standen. Nach ausreichender Erfahrung und Übung mit vitalen Färbungen an häufiger vorkommenden Arten waren meine Bemühungen jedoch stets erfolgreich, ein Beweis dafür, daß bei einem zielsicheren Arbeiten auch wenige Individuen als Versuchsobjekte ausreichen können.

Die Farbstofflösungen wurden meistens stets frisch hergestellt, und zwar entweder in Prager Leitungswasser oder im Wasser vom natürlichen Standort. Die jeweils verwendeten Lösungen wurden durch Verdünnung einer Stammlösung von 0,1% hergestellt und zu je 50 ccm in Färbegläser verteilt. Für Nachprüfungen meiner Versuche muß ich ausdrücklich hervorheben, daß der erste Schritt der Auswertung der vitalen Färbung an einem neuen Objekt darin besteht, die erträglichen Konzentrationen der Farbstofflösungen empirisch durch Serienversuche zu ermitteln. Weiter muß ich darauf hinweisen, daß die Empfindlichkeit der verschiedenen Arten den verschiedenen Farbstoffen gegenüber sehr ungleich sein kann, besonders dann, wenn ein verschieden vorbehandeltes Versuchsmaterial verwendet wird.

In vielen Fällen habe ich zu vitalen Färbungen auch die im Laboratorium der Arbeitsgemeinschaft vorhandenen Standardlösungen benutzt, deren physikalisch-chemische Konstanten, insbesondere Ladungssinn und Teilchengröße, genau definiert waren. Diese 0,5 %igen Standardlösungen sind in destilliertem Wasser zubereitet, so daß die relative Giftigkeit der einzelnen Farbstoffe bzw. die verschiedene Empfindlichkeit der Versuchsobjekte besonders deutlich hervortrat. Untersuchungen mit Standardlösungen wurden aber nur angestellt, um zu zeigen, daß sich die leitenden Ideen einer Theorie der farbenanalytischen Differenzierung des Tierkörpers auch an meinem Versuchsobjekt bewähren.

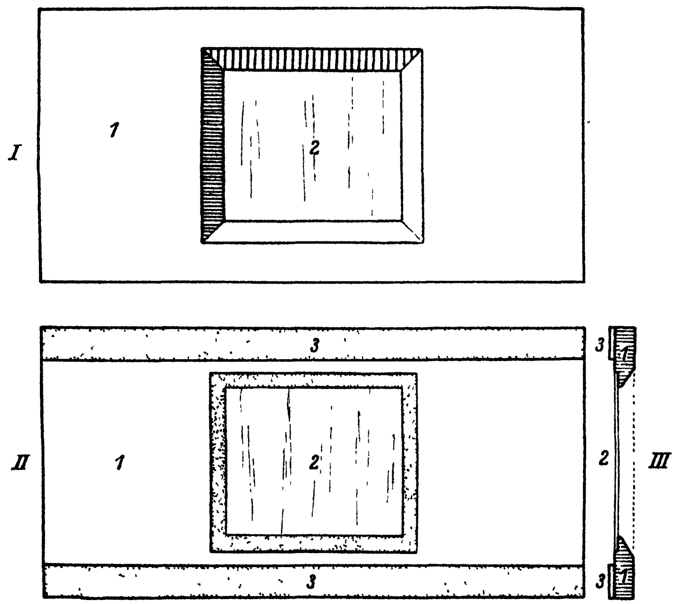


Abb. 1. Objektträger für beiderseitiges Beobachten der vital gefärbten Tiere. *I.* und *II.* Seitenansichten, *III.* Querschnitt. *1.* Hartgummiplatte, *2.* eingekittetes Deckglas, *3.* Glasstreifen. (Die Bestandteile mit in Chloroform gelöstem Pizein zusammengeklebt.) Natürliche Größe.

Nachdem diese Anschauungen wiederholt zusammenfassend dargestellt wurden (vgl. Keller 1925, 1929 und Furth 1928 und Keller-Gicklhorn 1928, besonders einleitendes Kapitel), brauche ich hier nur auf diese Literatur zu verweisen.

Die Zeitdauer der Färbung bis zum erwünschten Grad an Klarheit der Differenzierung muß empirisch ermittelt werden. Es ist deshalb eine fortlaufende mikroskopische Kontrolle der Versuchsobjekte notwendig, die Abstände von Minuten oder Stunden bis Tagen erfordert. Die nicht ausreichend gefärbten Tiere werden wieder in die Farbstofflösung rückübertragen, was sich ohne Schädigungen vollziehen laßt, wenn man die Tiere vorsichtig behandelt.

Die mikroskopische Beobachtung wird am günstigsten auf einem Objektträger vorgenommen, dessen Form aus der Abb. 1 ersichtlich ist.

Die Vorteile für die mikroskopische Betrachtung bestehen vor allem darin, daß man sowohl die Rücken- als auch Bauchansicht auch bei stärkeren Vergrößerungen leicht beobachten kann, ohne das schon günstig liegende Objekt berühren zu müssen.

Das Färben mit Leukoverbindungen bedarf noch eines kurzen Hinweises. Vor allem muß ich darauf aufmerksam machen, daß vitale Färbung mit Leukoverbindungen leicht reduzierbarer Farbstoffe bedauerlicherweise sehr unsicher ist, trotzdem gelungene Präparate überaus anschaulich und lehrreich sind. Da die Herstellung der Leukofarbstofflösungen immer in gleicher Weise durchgeführt wurde, können die Unterschiede in den Ergebnissen offensichtlich nur durch den jeweils verschiedenen Zustand der Versuchstiere bedingt sein. Die Leukoverbindungen stellte ich in folgender Weise her: Farbstofflösungen von Methylenblau, Toluoidinblau, Vitalblau, Brillantcresylblau, Cresylechtviolett, Safranin wurden durch sehr vorsichtiges Einstäuben mit feinpulverisiertem Natrium-Hydrosulfit unter leichtem Umrühren bis zur eben eintretenden völligen Entfärbung reduziert. Man muß unbedingt einen Überschuß des Reduktionsmittels vermeiden, weil sonst in kurzer Zeit letale Wirkung durch das freiwerdende Schwefeldioxyd eintritt. Da an der Oberfläche der Leukofarbstofflösung nach kurzer Zeit durch den atmosphärischen Sauerstoff eine Reoxydation erfolgt, die von der Oberfläche her allmählich in die Tiefe geht, so kann man eine gut wirksame Lösung nur durch ständige Kontrolle, d. h. fortlaufend vorsichtiges Einstäuben kleiner Mengen des Reduktionsmittels, erhalten. Die Beobachtung muß bei Zutritt von Sauerstoff erfolgen, wenn der lokal von den Organen aufgenommene Farbstoff sichtbar werden soll. Wird das Tier im hängenden Tropfen auf den früher abgebildeten Objektträger gebracht, mit der Bauchseite nach oben, so ist die Bedingung der Beobachtung in vivo am einfachsten erfüllt. Für das Photographieren mit einer längeren Exposition empfiehlt es sich, die Tiere zu betäuben.

Bei Individuen, die mit einem nicht rasch verschwindenden Farbstoff behandelt sind (z. B. mit Kongorot, oder auch Silbernitrat, Kalium-Permanganat), und die immobilisiert werden sollen, leistet eine starke Cocainlösung ziemlich gute Dienste. Die Beinendglieder bewegen sich aber trotz der Betäubung meistens noch weiter, was nicht stört.

Eine Giftwirkung kommt bei den für die Differenzierung der Genitalnäpfe geeigneten Farbstoffen wenig in Betracht oder wirkt sich meist nicht störend aus, wenn die nichtschädigende Konzentration ermittelt wurde. Auf das natürlich sehr giftige Silbernitrat z. B. reagieren die Genitalnäpfe so schnell, daß man die Versuchsdauer auf wenige Minuten abkürzen kann. Ebenfalls rasch färben sich die Genitalnäpfe mit den Leukoverbindungen, in denen die Tiere bei längerem Aufenthalt schließlich schwer geschädigt werden. Die für die Wassermilben wirklich giftigen Farbstoffe, wie etwa Chrysoidin und Naphtylenblau, sind für das Differenzieren der Genitalnäpfe ungeeignet. Auffallend ist die Erscheinung, daß die Vertreter der Gattung *Eylais* LATR. bei der Einwirkung von destilliertem Wasser nach einem Silbernitratbad schwere Shokzustände zeigen. Eventuelle Giftwirkungen der fluorescierenden Farbstoffe durch Photodynamie kann man durch Abschirmen von direktem Licht ausschalten.

Präparation. Soweit als möglich habe ich die Beobachtung am lebenden Objekt ausgewertet. Da aber zahlreiche Hydracarinen ganz undurchsichtig

sind oder der Schatten des gefullten Magendarmes bei der Beobachtung stört, mußte ich die gefärbten Tiere auch mit dem Gefriermikrotom schneiden. Die Tiere wurden zu diesem Zweck auf einem Stuck Hollundermark gleich mit Ringerlösung benetzt und, nachdem der Tropfen mit der Milbe durchgefroren war, ein passendes Stück des Milbenkorpers abgetragen, auf einen Objektträger mit Hohlschliff gebracht und mit einem Deckglas und Vaseline abgeschlossen. Solche Praparate kann man dann bequem studieren. Oft ist es von Vorteil, die vital gefarbten Milben in Ringerlosung unter einem Binokularmikroskop zu zerstuckeln oder den Körperinhalt teilweise oder ganz aus dem Rumpf zu entfernen. Es ist die jedem Systematiker gutbekannte und genauer bei VIETS (1923a) beschriebene mechanische Methode.

Dauerpraparaten habe ich wenig Aufmerksamkeit gewidmet, weil sie bei dem heutigen Stand der Fixierung der vitalen Farbungen nur bei gewissen Farbstoffen zu erreichen sind und das Bild in den gefarbten Geweben sich doch andert. Unser Versuchsobjekt ist sogar ein Musterbeispiel dafur, daß der feinere Bau eines fixierten Gewebes oder einer vital gefarbten Zelle bei demselben Tiere nicht identisch ist. Man kann direkt verfolgen, wie die Details verschwinden oder eine andere Gestalt annehmen. Nur in jenen Fallen, in denen es sich um Impragnationen handelt (z. B. mit Kalium-Permanganat, Silbernitrat oder Eisensalzen) und außerdem nur die anatomischen Verhaltnisse in Betracht kommen, wird man mit Dauerpraparaten das Auslangen finden. Spezielle Methoden der Herstellung von Dauerpraparaten habe ich nicht ausgearbeitet, sondern die von WESTBLAD (1924) und REISINGER (1925) veroffentlichten angewendet.

IV. Ergebnisse der Versuche.

Den einzelnen Ergebnissen vorgreifend, möchte ich zunächst darauf verweisen, daß der typische Bau der Genitalnäpfe in folgender Gliederung besteht:

1. Eine an das Außenmedium grenzende Membran.
2. Eine Ansatzstelle gegen die Cutis (Stiel), beziehungsweise eine eigene ringförmige, chitinose Verdickung (Ring).
3. Ein »Lumen«, das mit einem Inhalt unbekannter chemischer Zusammensetzung erfüllt ist.
4. In der Tiefe liegende Sinneszellen oder ein Sinnesepithel.

Da die elective Färbung vor allem auf die distinkte Unterscheidung der einzelnen Teile der Genitalnäpfe abzielte, halte ich es für vorteilhaft, die Ergebnisse der Versuche in der oben genannten Reihenfolge anzuordnen. Die meisten Versuche beziehen sich auf *Piona coccinea* und verwandte Arten. Wurden auch andere Gattungen und Arten geprüft, dann ist das ausdrücklich bemerkt.

A. Membranfärbungen.

1. Kongorot. Nach reichen Erfahrungen mit diesem Farbstoff kann ich wohl sagen, daß er der verläßlichste und geeignetste Farb-

stoff ist, um sowohl bei Imagines als auch Nymphen von Wassermilben eine streng elective Membranfärbung zu erzielen (s. Taf. 4, Abb. 1). Die Klarheit der Färbung ist weitgehend unabhängig von der Konzentration, die bloß auf die Zeitdauer und die Intensität Einfluß hat. Bei dieser Färbung ist darauf zu achten, daß möglichst frisch bereitete Lösungen verwendet werden, da dieser Farbstoff innerhalb von Stunden körnelig ausflockt.

Zur Membranfarbung der Genitalnäpfe mit diesem Farbstoff habe ich verwendet: *Eylais* sp. sp., *Limnesia fulgida* C. L. Koch, *L. undulata* (O. F. Müll.), *L. maculata* (O. F. Müll.), *L. koenikei* Piersig, *Unionicola crassipes* (O. F. Müll.), *Piona coccinea* C. L. Koch, *P. discrepans* (Koenike), *P. rotunda* (Kramer), *P. conglobata* C. L. Koch, *P. variabilis* C. L. Koch, *Forelia liliacea* (O. F. Müll.), *Brachypoda versicolor* (O. F. Müll.), *Aturus fontinalis* Lundblad und *A. asserculatus* Walter.

2. Pyrrhoblau. Die Electivität der Färbung der Genitalnäpfe und ebenso die Intensität der Farbstoffspeicherung in der Membran ist fast ebenso ausgesprochen wie beim Kongorot. Gelegentlich wurde eine Mitfärbung des Spermatophor's bemerkt. Als Versuchstiere dienten meist *Piona* und *Unionicola*-Arten.

3. Trypanblau und Trypanrot. Die Membranen der Genitalnäpfe werden deutlich blau bzw. rot. Versuchsobjekte: *Piona coccinea* O. F. M.

4. Säurefuchsin. Die Färbung ist nur sehr schwach, kann aber durch Säurezusatz zu streng electiver Färbung entwickelt werden, wenn die Versuchsdauer richtig erkannt ist. An Spermatophoren beobachtet man gelegentlich eine starke Anfarbung der von Motas (1928, l. c. p. 95) als »Anneau fibreux (?)« und »Spicule« bezeichneten Strukturen (vgl. Halík 1929, l. c. S. 348). Versuchsobjekt: *P. coccinea* O.F.M.

5. Eosin A und Jodeosin. Diese Farbstoffe farben nur vorübergehend die Membran electiv und dringen später auch in die Napfhöhle und das Lumen vor.

6. Kalium-Permanganat ist zur Darstellung der Membran vorzüglich geeignet, die nach relativ kurzer Zeit intensiv dunkelbraun wird. Auch dieser Stoff bewirkt bei längerer Versuchsdauer eine Mitfärbung des Lumens (Abb. 2, *C*). Beim Kalium-Permanganat dürften wohl die bei der Reduktion entstehenden, zunächst feinkolloiden Manganoxyde wirksam sein, die sich nach anderen Erfahrungen (Gicklhorn 1926) ganz wie ein saurer Farbstoff verhalten. Versuchsobjekte waren *Piona variabilis, rotunda, conglobata* und *coccinea*.

7. Cresylechtviolett, Lithioncarmin, Magdalarot und Neutralrot färben deutlich, aber schwach. Bei diesen Farbstoffen ist auch die Abhängigkeit von der Konzentration der jeweils verwendeten Lösung bemerkenswert.

8. Naphtylenblau färbt die Membranen violett bis dunkelblau, jedoch sind Electivfärbungen nur nach rechtzeitigem Abbruch des Versuches zu erreichen.

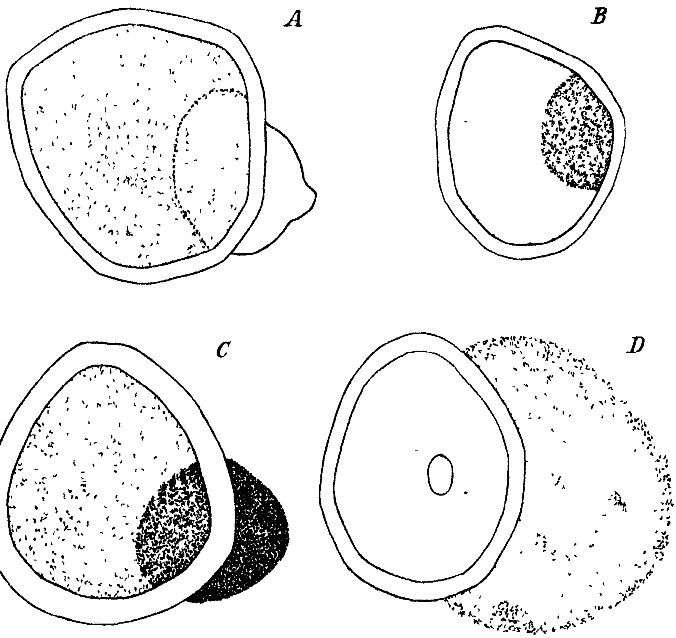


Abb. 2. Schema der typischen vier Färbungen an den Genitalnäpfen. A Membranfärbung. Ein Genitalnapf von *Piona coccinea* O. F. MÜLL. ♂, dessen Membran mit Kongorot electiv gefärbt ist. (Um die Lage der Membran instruktiver zu zeigen, ist sie auf der Abbildung konzentrisch punktiert.) B. Lumenfärbung. Ein Genitalnapf von *Piona discrepans* KOENIKE, Schrägansicht. Die Milbe mit Alizarin (Dextrin als Schutzcolloid) behandelt, das »Lumen« des Napfes electiv gefärbt. C. Doppelfärbung mit Kalium-Permanganat. Ein Genitalnapf von *Piona coccinea* O. F. MÜLL. ♂, gefärbt sind Membran und Lumen. D. Sinnesepithelfärbung. Ein Genitalnapf von *Piona coccinea* O. F. MÜLL. ♀; gefärbt ist das Sinnesepithel, das dem Genitalnapf ansitzt. Nach einem Quetschpräparat gezeichnet. Alle Abbildungen sehr stark vergrößert.

9. Die Leukoverbindungen von Methylenblau, Vitalblau, Janusgrün, Thionin und Safranin sind zu einer electiven Membranfärbung ebenfalls geeignet, jedoch nur in großer Verdünnung und kurzer Versuchsdauer. Diese Färbungen sind leider sehr empfindlich, denn, je nach der Konzentration, Versuchsdauer und offensichtlich auch je nach dem Zustand des Versuchsobjektes greifen die Färbungen mehr

oder minder ausgiebig auch auf die sensibeln Nerven, Muskeln und andere Organe im Körperinneren über. Im einzelnen bemerke ich, daß Leukosafranin zur Membranfärbung der Genitalnäpfe sich am geeignetsten erwies und daß Thionin auffallend stark giftig wirkt.

B. Färbungen der ringförmigen chitinösen Randpartie.

Die zarte Chitinmembran, welche die Genitalnäpfe gegen das Außenmedium abgrenzt, geht nicht direkt in die Cutis über, sondern ist ziemlich scharf durch eine ringförmige Verdickung abgegrenzt. Obwohl dieser Teil der Genitalnäpfe der unauffälligste ist, weisen einige Electivfär-

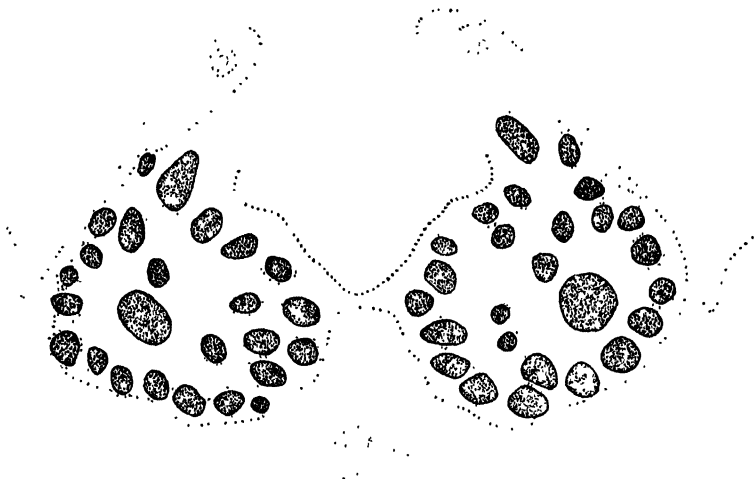


Abb. 3. Genitalhof von *Piona coccinea* O. F. MÜLL. ♂. Die äußeren Membranen aller Genitalnäpfe sind mit Kongorot electiv gefärbt.

bungen doch darauf hin, daß diese Partie von dem übrigen Membranteil verschieden ist. Die Unterschiede können bedingt sein entweder durch eine andere Strukturdichte oder andere chemische Zusammensetzungen. Ich habe leider zu spät meine Aufmerksamkeit der farbenanalytischen Differenzierung gerade dieser Partie gewidmet, weil ich zur Zeit, als mir reichlich Material zur Verfügung stand, die Beziehungen und Analogien zu Befunden nicht ahnte, über die in dem letzten Kapitel näher berichtet wird.

Aus meinen Aufzeichnungen kann ich aber die Beobachtung erwähnen, daß z. B. 0,1% Naphtylenblau nach etwa 1 Stunde 15 Minuten bei *Lebertia*-Nymphen überaus deutlich die Ringpartie differenzieren läßt (s. Abb. 4 und Taf. 4, Abb. 3 und 4). Bis zur erneuten

Prüfung unentschieden muß ich das Ergebnis der Färbung mit Rhodamin lassen, die viel weniger distinkt ausfällt (Versuchsobjekte *Piona coccinea* C. L. Koch). Der Grund liegt darin, daß eine schwache Rosafärbung mit Rhodamin durch die natürliche Farbe des Chitins verdeckt wird. Es muß aber leicht sein, durch Untersuchung im ultravioletten Licht auf Grund der kräftigen Fluorescenz dieses Farbstoffes die lokale Speicherung zu erkennen.

C. Lumenfärbungen.

Als »Lumen« wird überall in der Literatur der auffallend lichtbrechende centrale Raum der Genitalnäpfe bezeichnet, von dem bisher niemand vermuten konnte, daß er in seinen Eigenschaften als ein distink-

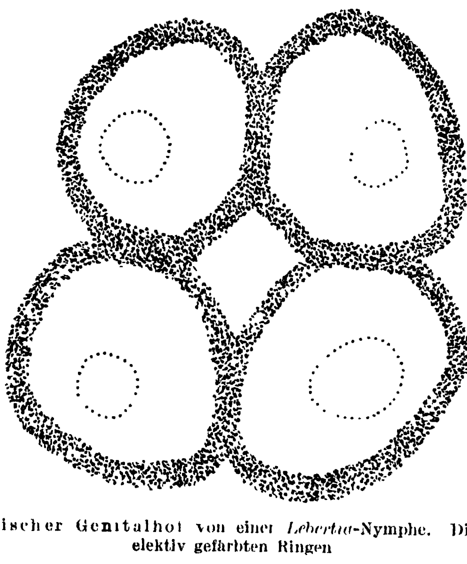


Abb. 4 Provisorischer Genitalhof von einer *Lebertia*-Nymphe. Die Genitalnäpfe mit elektiv gefärbten Ringen

ter Teil der Genitalnäpfe zu differenzieren ist. Am geeignetsten dafür erwies sich Silbernitrat, das durch Reduktion sehr rasch und lokal das »Lumen« schwärzt (vgl. Taf. 4, Abb. 2). Im Präparat erscheint dann an der Basis des Genitalnapfes ein schwarzer Pfropfen, während das angrenzende Sinnesepithel und die Membran ungefärbt bleiben. Wird die Behandlung mit $AgNO_3$ zu lange ausgedehnt, dann wird die ganze Napfhöhle allmählich mit Körnchen von reduziertem Silber erfüllt. Auffallend ist ferner die Tatsache, daß immer nur eine mehr oder minder große Anzahl der Genitalnäpfe sich an der Reduktion beteiligt, während einige nicht ansprechen. Wahrscheinlich handelt es sich hier um eine Wirkung der Alterung.

Von anderen Stoffen, die namentlich an *Piona discrepans* (auch *Piona coccinea* C. L. Koch, *Limnesia maculata* O. F. Müll. u. a.) geprüft wurden, eignet sich Kalium-Permanganat, Alizarin und Vesuvin. Mit einer Alizarinlösung, die heiß bereitet und mit Dextrin als Schutzkolloid versetzt wird, erreicht man nach etwa 20 Stunden eine dunkelviolette Lumenfärbung (s. Abb. 2, *B*). Diese Färbung geht bald in eine typisch feingranuläre über, im Gegensatz zu den Färbungen mit anderen Farbstoffen oder leicht reduzierbaren Metallsalzen, welche wenigstens anfangs immer diffus sind.

D. Färbungen des Sinnesepithels.

In diesem Fall handelt es sich um die Electivfärbung sicher cellulärer Elemente, deren Bau bereits wiederholt näher beschrieben wurde. In meinen Versuchen habe ich die schönsten Ergebnisse mit den Leukoverbindungen von Vitalblau und Safranin erreicht, wobei sich die durchsichtige *Unionicola crassipes* O. F. M. als geeignetstes Versuchsobjekt erwies. Ich darf aber nicht verschweigen, daß reine Electivfärbungen sehr schwierig zu erzielen sind, wobei man vor allem auf die Zeitdauer der Färbung achten muß. An gelungenen Präparaten sind Einzelheiten dann überaus deutlich zu erkennen.

E. Diskussion.

Zusammenfassend können wir also sagen, daß die electiven Vitalfärbungen ein klares Bild der Gliederung der einzelnen Teile der Genitalnäpfe ergeben haben. In diesem Absatz interessiert uns hauptsächlich die Frage der Membran. Wie schwankend die Angaben bezüglich der Membran und auch des Lumens bisher waren, kann leicht folgende kurze Zusammenstellung aus der Literatur zeigen.

So finden wir bei Claparède (1868) weder in den Tafeln noch im Text eine Bemerkung über die abschließende Membran der Genitalnäpfe. Schaub (1888) hat deutlich an dem ersten und dritten Napfpaar den Chitinknopf gesehen und erkannt, daß die zwei Napfpaare oben abgeschlossen sind. Daß diese »Knöpfe« bei den Genitalnäpfen anderer Hydracarinen einer Membran entsprechen, mußte ihm entgehen, weil er die Genitalnäpfe bei *Hydryphantes* für etwas anderes hält als die bei den übrigen Wassermilben (s. S. 46). Michael (1895) ist der erste, der die Membran bei *Panisus petrophilus* zeichnet und beschreibt, sie ist aber hier ziemlich dick und gewölbt. Pollock wußte von der Existenz dieser Membran (bei den Gattungen *Hydrarachna*, *Hydryphantes* und *Diplodontus*). Da er aber die Genitalnäpfe samt den dazugehörigen Zellen für Drüsen hielt, hat er in der Membran auch eine Öffnung zu finden geglaubt: »Through the chitin is a tiny pore, through which the secretion of the cells pass« (Pollock 1898, l. c. S. 36). Er zeichnet auch die Ausmündungen in der

Taf. 2, Fig. 26, 27 und 28. THON (1900) zitiert zu unserer Frage MICHAEL und hält es für bewiesen, daß die Genitalnäpfe »nach außen durch ein ‚chitinöses' Plättchen« abgeschlossen sind (l. c. S. 120). Für dieses Plättchen schlägt der Autor später (1903) den Namen Erechthopoma vor (l. c. S. 14). THOR faßte in einer neueren größeren Arbeit (1925 und 1928a) die Kenntnisse über die Genitalnäpfe zusammen und bringt auch manche neue Anschauung vor, die an anderer Stelle in meiner Arbeit erörtert sind. Über die Existenz einer Membran bei dem flachen, im Integument eingesenkten Genitalnapftypus konnte ich bei THOR keine Bemerkung finden.

Aus diesen Beispielen sieht man, daß die Membran überall dort bekannt war, wo sie vorgewölbt und dickwandig ist, so daß man sie

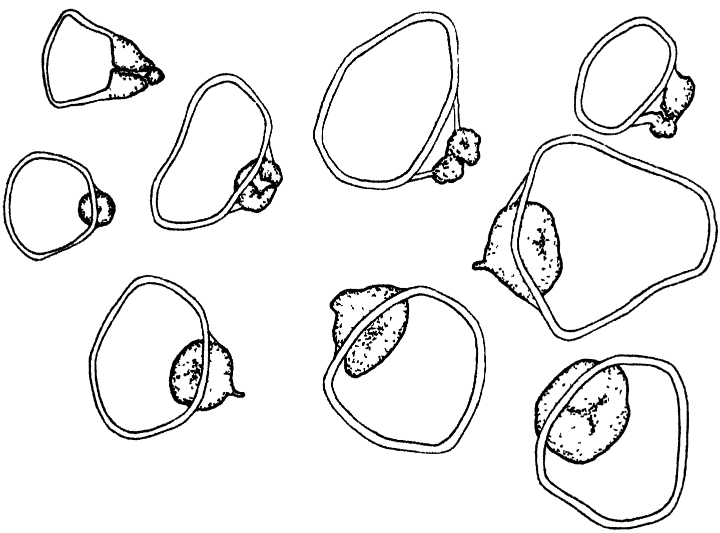


Abb. 5. Chitinskelette der Genitalnäpfe von *Piona coccinea* O. F. MÜLL ♂. Man achte auf die verschiedene Chitinverhärtung der »Lumina« (punktiert). Nach einem mit Kali-Causticum behandelten Präparate.

unter dem Mikroskop ohne jede Differenzierung wahrnehmen kann. Wo sie aber sehr dünnhäutig und auf einem einfachen Präparat nicht direkt kenntlich ist (z. B. bei *Piona, Unionicola*), dort werden die Genitalnäpfe einfach als nach außen stark konkave Organe beschrieben. Das »Lumen« in den Genitalnäpfen der Hydracarinen ist dagegen schon lange bekannt, wurde jedoch, wie schon aus dem Namen ersichtlich ist, größtenteils als eine Öffnung betrachtet. Von einer solchen »Öffnung« spricht z. B. schon CLAPARÈDE (1868) und KRAMER (1875). CLAPARÈDE (1886, l. c. S. 541) hat gemeint, daß eben dieses »Lumen« jene Öffnung sei, aus der ein Schlauch herausgestülpt wird und so offen-

bar eine Saugfunktion verwirklichen kann. Über die Existenz der Membran, die den Genitalnapf oben ganz verschließt und ein »Saugen« unmöglich macht, hat CLAPARÈDE ebenso wie die meisten späteren Autoren nichts gewußt. Bei dem »Lumen« handelt es sich in Wirklichkeit höchstwahrscheinlich um einen Chitinballen. Die Verhältnisse werden besonders an Präparaten klar, welche durch Reduktion des $AgNO_3$ hergestellt sind. Dieser Chitinballen ist wie Chitin überhaupt sehr widerstandsfähig gegen Kochen mit Kalilauge, so daß er selbst an Dauerpräparaten gut erhalten bleibt. Auffallend sind jene Bilder, welche deutlich die Veränderungen (Altern) erkennen lassen, indem das Chitin krümelig zerfällt (s. Abb. 5). Diese Erscheinung erklärt uns wohl auch die Tatsache, daß immer wieder bei einzelnen Genitalnäpfen inmitten aller übrigen der Genitalplatte die Schwärzung bzw. Färbung ausbleibt (vgl. auch S. 236 und Taf. 4, Abb. 6).

Die Sinneszellen sind im Gegensatz zur Membran und dem Lumen schon seit HALLERS Arbeit (1882) bekannt und von diesem Autor richtig gedeutet. Sie entsprechen wahrscheinlich dem weichen »contractilen Schlauch«, den CLAPARÈDE (1886) auf der Taf. 33, Abb. 4 unter b zeichnet und der seiner Meinung nach aus dem Lumen ausgestülpt werden kann. Gute Abbildungen des Sinnesepithels finden wir bei MICHAEL (1895) und THON (1900 und 1903).

V. Homologe Organe bei Eylaïs Latr. und Protzia Piers.

Eine besondere Behandlung verdient die Frage der Genitalnäpfe bei der Gattung *Eylaïs* LATR., weil hier die zahlreichen Genitalnäpfe so klein und primitiv sind, daß die meisten Autoren ihnen keine besondere Aufmerksamkeit gewidmet oder sie schlecht interpretiert haben. In der historischen Übersicht am Anfang meiner Arbeit wurde diese Frage absichtlich ausgelassen.

KRAMER (1875) hat als erster diese Sinnesorgane gesehen und schreibt darüber: »Ein großer Teil der Oberhaut zeigt in dem Streifen zwischen den Linien kleine Poren, deren Durchmesser zirka 0,006 mm ist. Es mögen wohl sämtliche Stellen sein, in denen ursprunglich Haare gestanden haben, da man noch vielfach eine Menge feiner Härchen findet, deren jedes einer solchen Pore aufsitzt« (l. c. S. 314). Aber schon CRONEBERG (1878) hat in seiner großen und für die damalige Zeit vorzüglichen, leider wegen der russischen Sprache nicht jedem zugänglichen Arbeit über die vermutlichen »Haarporen« vorsichtig gesagt: »KRAMER sagt, daß sie der Insertion von feinen Härchen dienen, was ich aber nie zu sehen bekam« (l. c. S. 7, von mir übersetzt). POLLOCK (1898) hat sie wahrscheinlich für Drüsen gehalten, da er gleich am Anfang der Kapitel über die Hautdrüsen sagt: »The skin glands of the present species are few in

number compared to most Hydrachnids. I have never been able to count more then twelve in one individual, while in *Limnochares holosericea* and *Eylaïs extendens* there are several hundred of them.« NORDENSKIÖLD hat sie 10 Jahre später (1898) für einfache Hautpapillen erklärt: »Die Papillen sind gewöhnlich hohl und entweder stumpf wie bei der *Eylaïs* oder spitz wie bei *Diplodontus*« (S. 7). THON (1903) gibt eine kurze Übersicht der ganzen Frage, beschreibt sie verhaltnismaßig gründlich und ist der erste, der sie mit den Genitalnapfen der anderen Hydracarinen homologisiert (l. c. S. 14—18, Fig. 1 biß 3). Diese Anschauung hat jedoch wenig Beachtung erfahren, wahrscheinlich nur deswegen, weil die betreffende Stelle in einer tschechisch geschriebenen Monographie der Familie *Limnocharidae* enthalten ist. Über die Funktion dieser Organe sagt THON (S. 16): »Was für eine physiologische Bedeutung diese Aesthaeten haben, ist schwer zu sagen. Sie sind in großer Menge uber die ganze Körperoberfläche zerstreut, und ich glaube, daß es Druck perzipierende Organe sind.«

Uns interessiert hier in erster Linie die Frage, ob man diese Gebilde mit den Genitalnäpfen der übrigen Hydracarinen homologisieren kann oder nicht. Ich habe deswegen *Eylaïs triarcuata* PIERSIG vital gefärbt, und zwar mit denselben Farbstoffen und Reagenzien, die an den Genitalnäpfen anderer Hydracarinen möglichst electiv angreifen. Das Ergebnis war überraschend klar.

So gestattet Kongorot den Kopfteil der gestielten runden Organe deutlich zu färben, und zwar in einem, dem Kongorot eben charakteristischen Farbton, der gegenüber den ebenfalls roten Hautteilen namentlich am Quetschpräparat sich recht markant abhebt. Mit Leuko-Methylenblau ist natürlich der Farbenkontrast noch viel klarer, so daß jede Fehldeutung ausgeschlossen ist. Es färben sich namentlich die Sinneszellen wie im typischen Fall, doch werden — wie schon früher erwähnt — auch die Membrankappen mehr oder minder ausgesprochen mitgefärbt.

Auch die Lumenfärbung mit Silbernitrat gibt überaus deutliche Bilder, an denen man erkennt, daß dieselben Partien gefärbt erscheinen wie bei den ähnlich gebauten, jedoch viel größeren Genitalnäpfen von *Protzia eximia* (PROTZ).

Zusammenfassend ergibt sich also, daß sich diese Organe genau so verhalten wie echte Genitalnäpfe. Die Tatsache, daß bei *Eylaïs* Homologa der Genitalnäpfe der übrigen Hydracarinen gefunden wurden, muß auch unsere Vorstellungen über die systematische Stellung der Gattungen *Eylaïs* LATR. und *Limnochares* LATR. beeinflussen. Bei *Eylaïs* sind diese Organe sehr zahlreich und klein, über die ganze Körperoberfläche zerstreut. Bei *Limnochares* sind sie größer und schon kranzförmig zwischen die Genitalöffnung und das vierte Epimerenpaar

konzentriert. Es ist also die Gattung *Limnochares* im Vergleich zu *Eylaïs* mehr spezialisiert. Der Mangel an Schwimmhaaren bei *Limnochares holoserica* LATR. ist belanglos, wenn wir bedenken, daß die madagassische Art *Limnochares crinita* KOENIKE die Beine mit Schwimmhaaren reich ausgestattet hat (KOENIKE 1898, S. 313). Deswegen ist es nötig, die Gattung *Limnochares* LATR. als höher differenzierte im System hinter *Eylais* LATR. zu stellen.

Die meisten vitalen Färbungen von Genitalnäpfen habe ich an der Gattung *Piona* C. L. KOCH ausgeführt, also einer Form, bei welcher

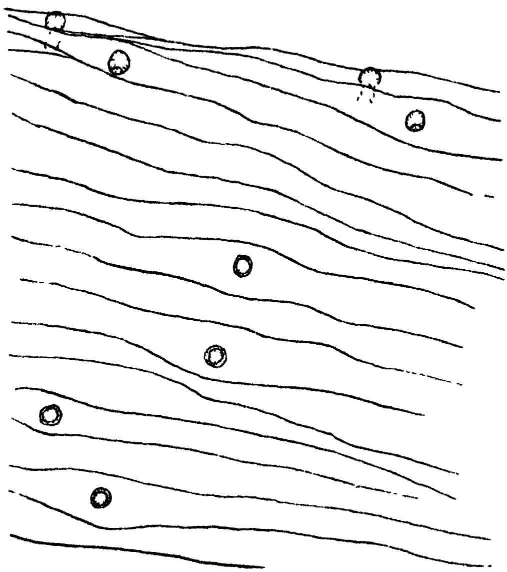


Abb. 6. *Eylais triarcuata* PIERSIG ♀. Ein Stück des Integumentes (Epiostracum) von der Rückenseite des lebendigen Tieres abgezogen. (Ohne die pigmenttragende Matrix.) Die Kolben der Sinneskörperchen (Homologa der Genitalnäpfe) sind mit Methylenblau gefärbt.

die Genitalnäpfe ganz flach und in die Genitalplatten eingesenkt sind. Ganz ähnlich sind die Verhältnisse bei den anderen Formen, mit denen ich experimentiert habe, z. B. bei *Limnesia* C. L. KOCH, *Hygrobates* C. L. K., *Unionicola* HALDEMAN, *Forelia* HALLER, *Brachypoda* LEBERT, *Aturus* KRAMER und *Arrhenurus* DUGÈS. Es war also die Frage naheliegend, ob auch die gestielten, bei gewissen Hydracarinen vorkommenden Genitalnäpfe mit diesen rundlichen Gebilden zu vergleichen sind. Die geeignetsten Gattungen wären *Protzia* PIERS., *Partnunia* KOEN. und *Calonyx* WALT. Als lebendes Material war mir aus der Umgebung von Prag nur *Protzia eximia* (PROTZ) erreichbar. Ich habe

deshalb zunächst einzelne Tiere in eine 1%ige Silbernitratlösung durch 6 Minuten übertragen, dann im destillierten Wasser abgewaschen und in RINGER-Lösung den dunklen Körperinhalt unter einem Binokular entfernt. Die einzelnen Gewebe gehen dabei nicht zugrunde, sondern bleiben längere Zeit lebend, was man an den Muskelbewegungen feststellen kann.

Diese Imprägnationen mit Silber ergaben, daß 1. auch diese gestielten Näpfe analog den übrigen sich ganz electiv differenzieren, und 2. daß das Lumen bei diesen gestielten Näpfen weit nach außen verschoben ist (vgl. Abb. 8 links und Taf. 4, Abb. 5, 6 und 7). Es entsteht im Innern der Genitalnäpfe an der Grenze zwischen dem Kopf- und Schaftstück (s. Abb. 7) ein schwarzer Ballen, der oben rundlich ist und dem »Lumen« bei *Piona* ganz entspricht. Das Bild erinnert also stark an die Verhältnisse bei *Eylaïs*, nur daß in dieser Gattung die Organe viel kleiner sind. Da der Kopfteil als »Membran« mit Kongorot reagiert, so liegt also die Homologie sehr nahe.

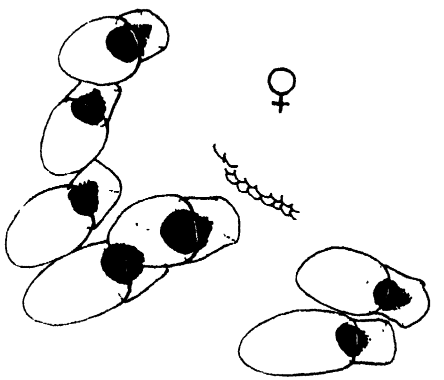


Abb. 7. Einige Genitalnäpfe von *Protzia eximia* (PROTZ) ♀. Die »Lumina« sind in vivo mit Silber imprägniert.

Die kaum gewölbte Membran bei *Piona* entspricht (vgl. Abb. 8 rechts) dem eichelförmigen Endkolben bei *Protzia* (auf Abb. 8 links). Das ist wohl die eigentliche receptorische Membran, durch die die Stoffe diffundieren oder in unserem Falle (Kongorot) als grobdisperse Kolloide abfiltriert werden und hängen bleiben. Das »Lumen« ist bei *Protzia* hoch über die Integumentoberfläche erhoben, während es bei dem mehr modifizierten *Piona*-Typus schon unter der Genitalplatte im Körperinneren liegt. Das Sinnesepithel kommt endlich bei beiden Repräsentanten unter die Haut.

Von demselben Typus sind die in der Körperhaut von *Eylaïs* LATR. zerstreuten Sinnesorgane, und sie weisen auch dieselben Reaktionen wie bei *Protzia* aus. Nur sind sie hier viel kleiner.

Die Frage, welchen Teil des Genitalnapftypus von *Piona* man mit dem Gebilde von *Protzia* homologisieren soll, ist durch gleichartige Vitalfärbung nicht zu lösen gewesen, da ich kein specifisches Reagens,

das bloß diesen Teil färbt, mangels lebendigem *Protzia*-Materials verwenden konnte. Man kann sich sehr wohl vorstellen, daß der eichelförmige Endteil während der phylogenetischen Entwicklung in den Stiel einsinkt, während der Stiel verkürzt wird und schließlich nur mehr in Form eines Chitinringes ausgebildet ist. In der Tat finden wir bei den in den Genitalplatten eingebetteten Näpfen rings um jeden Napf eine Verdickung (als Beispiel *Piona coccinea* O. F. Müll.). Diese Verdickung gehört nicht zu der Genitalplatte, wie es scheint, sondern ist ein untrennbarer Bestandteil der flachen Genitalnäpfe,

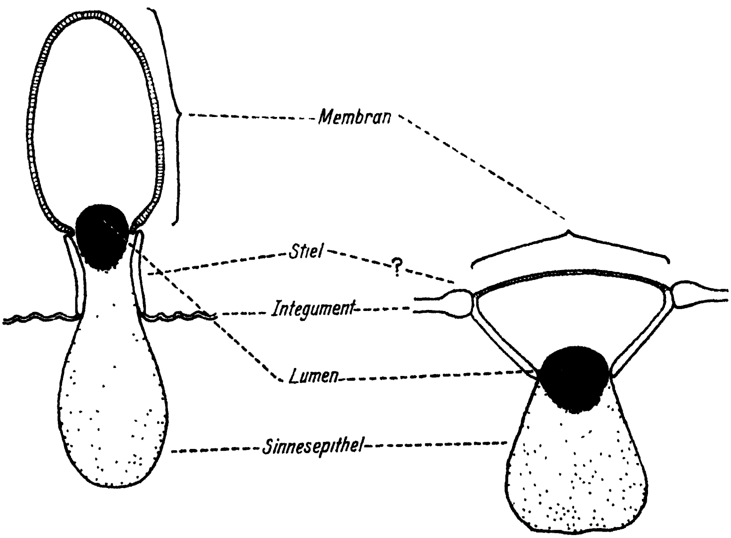


Abb. 8. Homologie der einzelnen Teile der Genitalnapfe bei dem *Protzia*- (links) und *Piona*-Typus (rechts). Die mit Kongorot sich farbenden Teile sind schraffiert, das Silbernitrat reduzierende Lumen ist schwarz, das auf Leucomethylenblau reagierende Sinnesepithel punktiert. Näheres im Text.

wie man es in den wenigen Fällen, wo diese direkt in die weiche Haut inseriert sind, beobachten kann (als Beispiel *Piona conglobata* C. L. Koch). Mit anderen Worten: wo die Genitalplatte fehlt, gehen die Ringe um die Genitalnäpfe mit ihr nicht verloren, sondern bleiben als Bestandteile der Näpfe erhalten. Diese Ringe halte ich für Homologa des Stieles (z. B. bei *Protzia*). Wenn wir also die Ergebnisse der vitalen Färbungen bei den gestielten Genitalnäpfen zusammenfassen und mit jenen bei den flachen, in die Haut eingesenkten Näpfen vergleichen, dann sehen wir, daß wir auch bei diesem Typus dasselbe Organ vor uns haben, welches sich bei den meisten übrigen Hydracarinen schon bei den Nymphen regelmäßig vorfindet.

Die Anschauung, daß die gestielten Genitalnäpfe etwas anderes seien als die »napfförmigen«, eine Behauptung, die man noch in der neuesten Literatur findet, besteht also nicht zu Recht.

Schließlich findet man auch bei den meisten Männchen der Gattung *Aturus* Kramer beiderseits der Geschlechtsspalte zwei keulenförmige glashelle Chitingebilde. Um festzustellen, ob es sich hier eventuell nicht um Homologa der Genitalnäpfe handelt, habe ich in der Umgebung von Prag einige Individuen der Arten *Aturus fontinalis* Lundblad und *A. asserculatus* Walter gefischt und in vivo mit Kongorot behandelt. Die hyalinen Anhängsel konnte ich aber nicht differenzieren, während sich die Genitalnäpfe schön electiv färben. Ob eine Homologie besteht, ist also mit Hilfe der vitalen Färbung nicht zu entscheiden.

VI. Genitalnäpfe bei Süß- und Seewasserhydracarinen.

Im Anschluß an die eben geschilderten Beobachtungen über die Genitalnäpfe bisher weniger analysierter Formen muß ich nun auch auf die eigenartige Tatsache hinweisen, daß sich die Süß- und Seewasserformen grundsätzlich unterscheiden. Schon Walter (1926) ist es aufgefallen, daß bei den bisher bekannten Seewasserformen die Genitalnäpfe fehlen. In seiner bedeutenden Studie über die marinen Hygrobatiden sagt er: »Von ihren Verwandten in Süßwasser unterscheiden sich weiterhin die marinen Hygrobatiden in auffälliger Weise durch den Mangel von Genitalnäpfen. Sie teilen diese Eigentümlichkeit mit den im Meere wohnenden Halacariden. Andererseits weisen mehrere Süßwasserformen der letztgenannten Milbengruppe ähnliche Napfbildungen auf, wie sie den Süßwasser-Hydracarinen fast durchweg eigen sind. Die Nymphe der marinen Hygrobatiden bildet – – und darin befindet sie sich im Einklang mit den Jugendstadien der typischen marinen Halacariden — kein provisorisches Geschlechtsfeld. Bei den napftragenden Süßwasserformen der Halacariden dagegen tragen bereits auch die Nymphen solche Näpfe.« . . . »Diese Erscheinungen deuten mit anderen darauf hin, daß das bewohnte Medium von weitgehendem Einfluß auf die Gestaltung einzelner Organe gewesen ist.«

Mit der Tatsache, daß diejenigen Hygrobatiden, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung ins Meer gekommen sind, ihre Genitalnäpfe verloren haben, korrespondiert die interessante Erscheinung, daß bei den Süßwasserformen der Halacariden — die sonst im Meere leben und keine Genitalnäpfe aufweisen — diese Organe wieder erscheinen, und zwar schon bei den Nymphen. Man könnte nun meinen,

daß die Brackwasserformen uns jene Übergangsstadien bieten, die Anhaltspunkte für das Verständnis dieser merkwürdigen Erscheinung liefern könnten. Leider sind aber bis heute keine nur für das Brackwasser typischen Formen bekannt. Die zahlreichen Milben, die im Brackwasser gefunden wurden, rekrutieren sich durchweg aus widerstandsfähigen Vertretern der Süßwasserformen. Es wäre vielleicht möglich, wenn auch wegen der parasitisch lebenden Zwischenstadien ziemlich schwierig, eine Süßwasserart im Brackwasser durch mehrere Generationen zu züchten und zu verfolgen, ob es zu einer Reduktion der Genitalnäpfe kommt. In den Publikationen, die Brackwassersammlungen bearbeiten[1], konnte ich keine Bemerkung über diese Frage finden. Nur THOR (1926 und 1928) gibt an, daß das schwach salzhaltige Medium vielleicht die Reduktion der Augenbrücke bei der Gattung *Eylais* LATR. verursachen könne. Ich hatte gehofft, daß ich mit Hilfe der vitalen Färbung bei marinen Hygrobatiden vielleicht doch Rudimente oder Homologa der Genitalnäpfe finden könnte, ähnlich wie es mir bei der Gattung *Eylais* LATR. gelungen ist. Ich hatte Gelegenheit, frisches Material aus den litoralen Algenrasen bei der Ozeanographischen Station in Salammbô (Tunis) zu sammeln[2].

Es handelte sich um die Art *Litarachna communis* WALTER[3], die ich in vivo mit Leuko-Methylenblau behandelt habe, worauf ich die Färbung mit Sauerstoff entwickelte. Diese Färbung, die mir sonst gute Resultate lieferte, hat jedoch gezeigt, daß weder Rudimente noch Homologa zu typischen Genitalnäpfen zu differenzieren sind. An vitalgefärbten Tieren konnte ich weder in der Genitalregion noch an irgendeiner Stelle des Rumpfes differenzierte Orte finden, die mit Genitalnäpfen in Beziehung gebracht werden könnten.

Als Ausnahme bleibt sonach nur die marine Hygrobatide *Nautarachna asperrima* MONIEZ (1888), denn bei ihr sind die Genitalplatten mit zahlreichen Genitalnäpfen besetzt. Die Ergebnisse der systematischen und ökologischen Studien von WALTER (1926) an der Gattung

---

[1] Die Zusammenstellung der älteren Literatur findet man bei VIETS 1925.

[2] Es ist für mich eine angenehme Pflicht, auch an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. HENRI HELDT, Direktor der Station Océanographique in Salammbô (Tunis), der mir die Arbeit dort ermöglicht hat, meinen innigsten Dank auszusprechen.

[3] Dadurch ist diese Art, welche bisher nur von der französischen und istrianischen Mittelmeerküste bekannt war, auch für die nordafrikanische Küste festgestellt.

Nautarachna klären aber diese Ausnahme auf. Erstens hat WALTER (1926) nachgewiesen, daß überraschenderweise die im Süßwasser lebende Hygrobatidengattung *Delmea* KOENIKE (1908) einfach identisch ist mit *Nautarachna* MONIEZ. Dadurch ist bewiesen, daß die *Nautarachninae* keine rein marine Gruppe darstellen. Die *Nautarachna crassa* (KOENIKE) ist doch ein Bewohner des Süßwassers. Zweitens hat bald darauf WALTER (1926) von einer anderen Species, der *N. processifera* aus dem Vierwaldstädter See berichtet, also wieder von einer Süßwasserform.

Diese Tatsachen, die wohl für den Süßwassercharakter der Gattung *Nautarachna* sprechen, sind auch WALTER nicht entgangen, und er äußert sich darüber zutreffend: »Mit dieser Feststellung werden aber auch Zweifel über die marine Natur von *Nautarachna asperrima* MONIEZ wach. KOENIKES Art, *Nautarachna crassa* (KOENIKE) wurde in der Delme bei Delmenhorst (Oldenburg) erbeutet. Ich selbst bin im Besitze einer neuen *Nautarachna*-Art, *N. processifera* n. sp., aus dem Vierwaldstädter See. Diese beiden typischen Süßwasserfundstellen lassen die Frage aufkommen, ob MONIEZ' Art ausschließlich im Meere lebt, ob wir in *Nautarachna* ein Genus besitzen, das sowohl im süßen als auch im Meerwasser Vertreter aufzuweisen hat, oder ob es sich in *Nautarachna* um ein aus einem Küstengewässer ins Meer verschlepptes Exemplar handelt.« . . . »Ich halte dafür, *N. asperrima* vorläufig nicht als marine Form zu betrachten, können wir doch eine Reihe von Süßwassermilben, die im Meerwasser mit relativ hohem Salzgehalt zu leben vermögen.«

Es ist also nicht bewiesen, daß die näpfetragende *Nautarachna asperrima* MONIEZ wirklich im Meere zu Hause ist.

Solange die Funktion der Genitalnäpfe nicht sicher bekannt ist, ist es natürlich auch schwer verständlich, welche Faktoren die Reduktion der Genitalnäpfe bei den Meeresformen bewirkt haben. Ich möchte mich jeder Spekulation darüber enthalten, jedoch auf die auffallende Ähnlichkeit unseres Falles mit dem bekannten Beispiel verweisen, daß pulsierende Vacuolen bei den Meeresprotozoen ebenfalls in der Regel rückgebildet sind oder ganz fehlen.

VII. Zur Frage der Physiologie der Genitalnäpfe.

Im Jahre 1926 haben GICKLHORN und KELLER (s. das Literaturverzeichnis GICKLHORN und KELLER 1926) in ausgedehnten Versuchsreihen gezeigt, daß es lediglich mit Hilfe vitaler Färbungen gelingt, den Bau, die Innervierung und die Funktion der Riechstäbchen von Cladoceren zu analysieren. Diese Autoren haben weiter gezeigt, daß es durch elective Färbungen möglich ist, nur bestimmte Teile der genannten Organe an Cladoceren hervorzuheben. Diese Teile sind: a) Der mit einer zarten Cuticula bedeckte Endstab. b) Eine verdickte chitinöse Verbindungsstelle des Endstabes mit der Cutis der ersten Antenne.

c) Ein röhrenförmiger Basalteil der Riechstäbchen, welcher fast bis zum Riechganglion reicht. d) Stärker lichtbrechende Ballen oder kleinere Kugeln, welche um die Basalstäbe gelagert sind und weiche knetbare Massen eines metamorphisierten Chitins darstellen. e) Sinnesnervenzellen, deren distale Fibrillen in den Endstab übertreten und deren proximale Fibrillen an der Basis des Gehirns einmünden.

Für diese einzelnen Teile sind eine Anzahl von Farbstoffen als charakteristisch färbend gefunden worden, und zwar: Kongorot für den frei an das Medium grenzenden Endstab, Rhodamin für die verdickte Einlenkungsstelle, Leukomethylenblau für die Sinnesnervenzellen, leicht reduzierbare Metallsalze und leicht permierende Farbstoffe für die Darstellung der Chitinmassen.

Ein Vergleich dieser Befunde mit meinen Ergebnissen zeigt nun ein überraschend übereinstimmendes färberisches Verhalten der Chemoreceptoren bei Cladoceren mit den Genitalnäpfen der Hydracarinen. Ebenso gleichmäßig ist in den beiden Fällen das Verhalten der als Tastborsten (Tangoreceptoren) bezeichneten haarförmigen Bildungen. Trotzdem sowohl bei Cladoceren als auch bei Hydracarinen die Tasthaare eine ebenso zarte Cuticula aufweisen als die Chemoreceptoren, tritt doch niemals eine Mitfärbung dieser funktionell ebenfalls spezialisierten Organe auf.

Von Gicklhorn und Keller (1926) wurde weiter gezeigt, daß electiv differenzierende Färbungen nur dann eintreten, wenn das Tier durchaus lebensfähig ist. Bei geschwächter Vitalität und moribunden Individuen sind bloß für sehr kurze Zeit Electivfärbungen möglich, die aber rasch in diffuse Allgemeinfärbungen übergehen. Über dieselbe Erfahrung habe ich in den voranstehenden Kapiteln schon berichtet.

Die genannten Autoren haben auch gezeigt, daß an systematisch sehr verschiedenen Versuchsobjekten mit den charakteristischen Farbstoffen sich jene Cuticularanhänge überaus sinnfällig nachweisen lassen, die man längst als »Chemoreceptoren« gedeutet hat, z. B. die Leydigschen Kolben von *Asellus aquaticus*, *Gammarus pulex*, *Cyclops*, *Diaptomus* u. a. In allen den genannten Beispielen ist die Lage und der feinere Bau derart, daß die Bezeichnung als Chemoreceptoren sich durchaus mit den Postulaten der Sinnesphysiologie deckt. Wir sehen die genannten Organe immer an exponierten und leicht zugänglichen Körperstellen, so daß die Perception verschiedener Reize begünstigt erscheint. Wir finden weiter an allen diesen Organen eine reiche Innervierung durch Sinnesnervenzellen. Im Falle der *Daphnia* ist die Deutung als Chemoreceptor direkt experimentell von Buytendijk (1922) bewiesen.

Es ist also sehr naheliegend und berechtigt, wenn wir auf Grund des gleichsinnigen Verhaltens der Chemoreceptoren bei den verschiedenen Crustaceen und der Genitalnäpfe bei den Wassermilben dieselbe Funktion annehmen. Die ganz zwanglose Homologisierung der verschiedenen Genitalnapftypen könnten wir somit auch durch die Analogie mit den Sinneskolben bei Crustaceen erweitern. Ich sehe bisher keine Tatsache, welche dieser Interpretation von vornherein entgegenstünde. Ich meine vielmehr, daß bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse über die Physiologie der Wassermilben diese Deutung die einzige ist, welche wenigstens versucht, auf Grund von Beobachtungen an lebenden Objekten und unter Berücksichtigung sichergestellter Tatsachen aus der Morphologie eines bestimmten Organs auch Beweismaterial herbeizuschaffen. Die schon einleitend erörterten und so überaus heterogenen Meinungen über die Funktion der Genitalnäpfe haben jedenfalls in keinem Falle bis heute eine Begründung erfahren, sondern sind mehr gelegentlich geäußerte Hypothesen ad hoc.

Mit der hier zur Diskussion gestellten Ansicht kann natürlich keine bindende Aussage gegeben werden, doch dürfte wenigstens die Richtung ersichtlich sein, in welcher weitere experimentelle Untersuchungen sich entwickeln können.

Abschließend möchte ich noch auf die bemerkenswerte Tatsache des Fehlens der Genitalnäpfe bei den Meereshydracarinen zurückkommen. Soweit mir bekannt ist, wurden die Untersuchungen von Gicklhorn und Keller (1926 und 1926a) bis heute nicht auf Meerescrustaceen ausgedehnt. In den Figuren verschiedener Spezialuntersuchungen sind die Chemoreceptoren an den ersten Antennen der Meerescrustaceen nicht beachtet. Es würde sich lohnen, dieser Frage einige Aufmerksamkeit zu widmen und den Vergleich der Hydracarinen mit den Crustaceen bezüglich der Chemoreceptoren auch in diesem Punkte zu vervollständigen.

Die in den vorangehenden Kapiteln diskutierten Ergebnisse, zusammen mit dem Versuch, von einem Gesichtspunkt aus die morphologisch so verschiedenartig gebauten Organe zu beurteilen, gestatten uns auch, bestimmte Ansichten über die Funktion als unwahrscheinlich auszuschalten. Nachdem nämlich die Membran verläßlich auch bei den ganz »napf«förmig aussehenden Genital»näpfen« mit Hilfe der vitalen Färbung festgestellt ist, ist eine Saugfunktion dieser Organe sicher auszuschließen. Auch als Organe zum Ankleben können sie deshalb nicht dienen (vgl. Thor 1928a), da ich bei mehreren Tausenden von Wassermilben, die ich vital gefärbt habe, nie irgendeine Klebe- oder

Schleimsubstanz außerhalb der Genitalnäpfe feststellen konnte. Nur bei den *Lebertia*-Nymphen kann man regelmäßig an den vertieften Stellen des provisorischen Geschlechtshofes eine gallertige Substanz rings um die provisorischen Genitalnäpfe differenzieren. Dieser Stoff liegt aber bloß in den vertieften Rinnen des Geschlechtshofes und kommt deswegen als Klebemittel auch nicht in Betracht.

Die gestielten mit einem Kolben endigenden Genitalnäpfe sind, wie ich gezeigt habe, im Prinzip ganz ähnlich gebaut. Da sie aber nicht in die Haut versenkt sind, war ihr Bau schon früher viel besser bekannt. Deshalb hat man sie auch in diesem Fall nie als Saugnäpfe zu deuten versucht.

Thor (1928) hat diese Organe besonders gut bei der Gruppe *Cryptostigmata* erkannt und sagt darüber: »Bei Untersuchungen verschiedener Genitalnäpfe habe ich nicht selten bei *Cryptostigmata* gefunden, daß der stab- oder cylinderähnliche ‚Napf' in einem schaftähnlichen Fußstück befestigt ist, während das nach außen kehrende freie Ende abgerundet und porenlos ist. Eine festhaftende, ebenso wie eine secretorische Funktion ist hier ausgeschlossen. Man könnte vielleicht auf eine sensorische Funktion schließen« (l. c. S. 150). Die Tatsache jedoch, daß alle Genitalnäpfe bei den Wassermilben nach demselben Prinzip gebaut sind, und es deshalb sehr wahrscheinlich ist, daß sie wenigstens dem gleichen Sinnesgebiet angehören, ist Thor jedoch wahrscheinlich entgangen. Die Funktion der Genitalnäpfe als Drüsen braucht bei dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse nicht weiter diskutiert zu werden, denn die Angaben von Pollock und Nordenskiölds hypothetische Vorstellung hat niemand bestätigen können. Auch die Annahme, daß die Genitalnäpfe Ansatzstellen der Muskeln seien, brauche ich nur kurz zu referieren. Wir finden nämlich bei Thor (1928a) die Angabe, daß er in einzelnen Fällen gesehen habe, wie an den Genitalnäpfen befestigte Muskeln die Genitalklappen bewegt bzw. geschlossen haben (l. c. S. 147). Diese Beobachtung ist sicher richtig, aber ihre Bedeutung für die Frage der Funktion der Genitalnäpfe ist nicht zu groß, wenn wir bedenken, daß die Muskeln nur am Chitinring der Genitalnäpfe ansetzen, d. h. in Wirklichkeit keinen Teil ihrer Organisation repräsentieren und schließlich in den allermeisten Fällen in ihrer Nähe Muskeln überhaupt nicht vorkommen. Diese Deutung ist wohl darauf zurückzuführen, daß nur relativ selten längerdauernde Lebendbeobachtungen an Wassermilben ausgeführt wurden, da für die Beantwortung morphologischer und systematischer Fragen konserviertes Material ausreicht.

Der Behauptung von THON (1901), daß die Genitalnäpfe (Erechthaesthaeten) als Receptoren des sexuellen Reizes bei der Begattung dienen, steht die Tatsache entgegen, daß diese Organe schon bei den nicht geschlechtsreifen Nymphen ausgebildet sind. Da die von mir beobachtete vitale Färbung nur an lebenden und funktionierenden Organen eintritt und die Nymphen dieselben Resultate aufweisen wie geschlechtsreife Tiere, müssen die Genitalnäpfe offenbar schon in diesem Entwicklungszustand funktionieren.

Zusammenfassend kann man also wohl sagen, daß keine der bisherigen Annahmen über die Funktion der Genitalnäpfe einer kritischen Betrachtung standhalten kann.

Ich bin nun der Überzeugung, daß die vitale Färbung unserer Versuchsobjekte eine Reihe von Anhaltspunkten geliefert hat, welche mit ausreichender Begründung die Behauptung rechtfertigen, daß es sich bei den Genitalnäpfen um Sinnesorgane, und zwar speziell um Chemoreceptoren handelt.

VIII. Zusammenfassung.

1. Es wird eine vollständige und kritische Übersicht der Literatur über die Genitalnäpfe der Hydracarinen gegeben. Diese Zusammenfassung zeigt, wie die bisherigen Angaben über die Funktion der Genitalnäpfe widersprechend sind.

2. Es gelang mit Hilfe der vitalen Färbung folgende Teile der Genitalnäpfe electiv darzustellen, und zwar für den *Piona*-Typus:

a) Eine an das Außenmedium grenzende Membran.

b) Eine Ansatzstelle gegen die Cutis (Stiel) bzw. eine eigene ringförmige, chitinöse Verdickung (Ring).

c) Ein »Lumen«, das mit einem Inhalt unbekannter chemischer Zusammensetzung (vermutlich Chitin) erfüllt ist.

d) In der Tiefe liegende Sinneszellen oder ein Sinnesepithel.

3. Auf Grund der electiven Färbung kann man auch die homologen Teile bei den gestielten Genitalnäpfen (*Protzia*-Typus) leicht nachweisen. Es entspricht dann die flache Membran des *Piona*-Typus dem Endkolben bei *Protzia*; das »Lumen« der Genitalnäpfe bei *Protzia* liegt über die Körperoberfläche emporgehoben, im Gegensatz zum versenkten Lumen des *Piona*-Typus; das Sinnesepithel liegt in beiden Fällen im Körper; die ringförmige Verdickung der Genitalnäpfe nach *Piona*-Typus entspricht dem verdickten Stiel der Genitalnäpfe von *Protzia*.

4. Für die bisher als napflos angesehene Gattung *Eylaïs* gelingt es mit Hilfe vitaler Färbungen, überall in der Körperhaut zerstreute

winzige Organe nachzuweisen, die den gleichen Bau zeigen wie die bei *Protzia*.

5. Bei den marinen Hygrobatiden, für welche bisher keine Genitalnäpfe bekannt wurden, konnten auch mit der vitalen Färbung keine homologen Gebilde nachgewiesen werden.

6. Bemerkenswert ist das Ergebnis, daß sich die Genitalnäpfe bei der vitalen Färbung genau so verhalten wie die Chemoreceptoren bei den Cladoceren. Auf Grund dieser Analogie, die im Text näher diskutiert ist, wird für die Genitalnäpfe ebenfalls eine chemoreceptorische Funktion angenommen.

7. Die im Punkt 6 erwähnte Annahme wird auf Grund der Vergleiche mit den bisherigen Vermutungen als die derzeit wahrscheinlichste Hypothese über die Funktion der Genitalnäpfe hingestellt.

Zitierte Literatur.

BRUZELIUS, R. M., 1854: Beskrifning oefver Hydrachnider, som foerekomma inom Skåne. Akademisk Afhandling, S. 1—56, Taf. 1—5. Lund.

BUYTENDIJK, F. J. J., 1922: Sur une méthode d'éxamen du sens chimique chez les animaux inférieurs et sur quelques résultats obtenu chez les Daphnies. Arch. néderland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 7 (nach einem Referat).

CLAPARÈDE, E., 1868: Studien an Acariden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 18, S. 445—546, Taf. 30—40. Leipzig.

CRONEBERG, A. J., 1878: Über den Bau von Eylaïs extendens nebst Bemerkungen uber einige verwandte Arten. Nachrichten der kaiserl. Gesell. der Freunde d. Naturw., d. Anthrop. und Ethnogr. bei der Universität in Moskau. Bd. 29, Heft 2, S. 1—40, Taf. 1 und 2 (russisch). Moskau.

DUGÈS, A., 1834: Deuxième Mémoires sur l'ordre des Acariens. Ann. d. Sc. nat., sér. 2, Rémarques sur la famille des Hydrachnés. Tom. 1, p. 144—174. T. 10—11. Paris.

FÜRTH, R., 1928: Atomphysik und Elektrobiologie. Ergebnisse der Physiologie. Bd. 27, S. 864—881. München.

GICKLHORN, J., 1926: Über die Entstehung und die Formen lokalisierter Manganspeicherung bei Wasserpflanzen. Protoplasma. Bd. 1, Heft 3, S. 372—426, Taf. 8—10. Berlin.

— und KELLER, R., 1926: Neue Methoden der elektiven Vitalfärbung zwecks organspezifischer Differenzierung bei Wirbellosen. (Über den Bau, die Innervierung und Funktion der Riechstäbe von Daphnia magna M.) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 127, S. 244—296, Taf. 5—6. Leipzig.

— — 1926a: Organspezifische Differenzierung des Tierkörpers durch elektive Vitalfärbung. Biologia generalis. Bd. 2.

Halík, L., 1929: Vitalfärbungen an Wassermilben (Hydracarina). Kolloidchemische Beihefte. Bd. 28, Heft 7—10, S. 342—352, 6 Fig. Dresden und Leipzig.

— 1929a: Beitrag zur Kenntnis der Sinnesborsten bei Hydracarinen. Zool. Anz. Bd. 83, Heft 5/8, S. 164—168, Fig. 1—2. Leipzig.

Haller, G., 1882: Die Hydrachniden der Schweiz. Mitteil. der Bern. Naturf. Ges. Bern.

Keller, R., 1929: Elektrostatik als eigenes Arbeitsgebiet in der Biochemie. Kolloidchemische Beihefte. Bd. 28, H. 7—10, S. 219—234, 2 Fig., 1 Taf. Dresden und Leipzig.

— 1925: Die Elektrizität in der Zelle. Zweite umgearbeitete Auflage. Mährisch-Ostrau.

— und Gicklhorn, J., 1928: Methoden der Bioelektrostatik. Handb. der biol. Arbeitsmeth., herausgeg. von E. Abderhalden, Abt. 5, Teil 2, S. 1189—1280. Berlin und Wien.

Koch, K. L., 1835—1841: Deutschlands Crustaceen, Myriopoden und Arachniden. Heft 1—40. Regensburg.

Koenike, F., 1898: Hydracarinen-Fauna von Madagaskar und Nossi-Bé. Abh. der Senckenbergischen nat. Gesell. Bd. 21, Heft 2, S. 297—435, Taf. 20—29. Frankfurt a. M.

— 1908: Ein neues Hydrachniden-Genus und eine unbekannte Neumania-Species. Zool. Anz. Bd. 32, S. 704—707. Leipzig.

Kramer, P., 1875: Beitrage zur Naturgeschichte der Hydrachniden. Archiv für Naturg. Jahrg. 41, Bd. 1, S. 263 332, Taf. 8—9. Berlin.

Lundblad, O., 1927: Die Hydracarinen Schwedens. I. Beitrag zur Systematik, Embryologie, Ökologie und Verbreitungsgeschichte der schwedischen Arten. Zoologiska bidrag från Uppsala. Bd. 11, S. 181—536, Taf.6 bis 21 und 254 Textfig. Uppsala.

Maglio, C., 1928: Un nuovo idracarino reofilo delle nostre Alpi. Annuario del R. Liceo Ginnasio »Ugo Foscolo« di Pavia. Pavia.

Michael, A., 1895: A Study of the internal Anatomy of Thyas petrophilus Mich., an unrecordet Hydrachnid found in Cornwall. Proceed. Zool. Soc. London, March 5, No. 12 und 13, S. 174—209, Taf. 7—9. London.

Moniez, R., 1888: Note sur une Hydrachnide marine (Nautarachna asperrimum nov. gen. nov. spec.). Revue Biol. du Nord de la France. Tom. 1. Lille.

Monti, R., 1905: Genere e specie nuovi di Idracnide. Rendiconti del R. Ist. Lomb. di sc. e lett. Serie 2. Vol. 38, S. 168—176, 2 tav. Pavia.

Motas, C., 1928: Contribution à la Connaissance des Hydracariens français particulièrement du Sud-Est de la France. Travaux du Labaratoire d'Hydrobiologie et de Pisciculture de l'Université de Grenoble. 20e année, S. 1—373, Fig. 1—247, Taf. 1—6. Grenoble.

Nalepa, A., 1884: Die Anatomie der Tyroglyphen. I. Abt. Sitzb. der K. Akademie der Wissensch., I. Abt. Bd. 90, S. 197—228, Taf. 1—2. Wien.

— 1885: Dasselbe, II. Abt. Ebenda. Bd. 92, S. 116—167, Taf. 1—4. Wien.

Neuman, C. J., 1880: Om Sveriges Hydrachnider. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Bd. 17, Nr. 3, S. 1—123, Tab. 1—13. Stockholm.

NORDENSKIÖLD, E., 1898: Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Hydrachniden. Acta Soc. Scient. Fennicae. 24. Helsingforsiae.

PIERSIG, R., 1897--1900: Deutschlands Hydrachniden. Zoologica. Heft 22, S. 1—500, 51 Taf. Stuttgart.

POLLOCK, H. M., 1898: The Anatomy of Hydrachna inermis, PIERSIG. Inaugural-Dissertation der phil. Fak. Univ. Leipzig.

REISINGER, E., 1925: Untersuchungen am Nervensystem der Bothrioplana semperi BRAUN. (Zugleich ein Beitrag zur Technik der vitalen Nervenfärbungen und zur vergleichenden Anatomie des Plathelminthennervensystems.) Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. der Tiere. Bd. 5, S. 119—144, 6 Abb. Berlin.

SCHAUB, R. v., 1888: Über die Anatomie von Hydrodroma (C. L. KOCH). Ein Beitrag zur Kenntnis der Hydrachniden. Sitzb. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien, mathem.-naturw. Classe. Bd. 97, Abt. 1. Wien.

THON, C., 1900: Über die Copulationsorgane der Hydrachnidengattung Arrhenurus DUGÈS. Verhandlungen der Deutschen Zool. Gesell., 10. Vers., S. 108—129, Fig. 1—6. Leipzig.

— 1901: Neue Hydrachniden aus dem Böhmerwald. Zool. Anz. Bd. 24, S. 279 bis 285, Fig. 1—4. Leipzig.

— 1903: Monografie českých vodulí. Díl 1. Limnocharidae KRAMER. Archiv pro přír. prozkoum. Čech. sv. 12, č. 2, s. 1—75. Praha.

THOR, S., 1925: Über die Phylogenie und Systematik der Acarina, mit Beiträgen zur ersten Entwicklungsgeschichte einzelner Gruppen. Teil 5—12. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne, bind 63, p. 260—313. Oslo.

— 1926: Eylais semipons sp. n. aus Brackwasser des Ryckflusses bei Greifswald, nebst einigen Bemerkungen über Variabilitat und Mißbildungen bei den Acarinen. Zool. Anz. Bd. 68, Heft 5/6, S. 147—154. Leipzig.

— 1928: Über die Phylogenie und Systematik der Acarina, mit Beiträgen zur ersten Entwicklungsgeschichte einzelner Gruppen. Teil 13—15. Nyt Mag. for Naturvid., bind 67, p. 145—210, Tab. 9. Oslo.

VIETS, K., 1923: Hydracarina-Wassermilben. In »Biologie der Tiere Deutschlands«. Lieferung 3, S. 29—52, Fig. 1—14. Berlin.

— 1923a: Über Wassermilben. Schriften der »Freien Vereinigung von Freunden der Mikroskopie«. Jahrg. 1923, Heft 2. Berlin.

— 1925: Süßwasser-Hydracarinen aus salzhaltigem Wasser. Mitt. Geogr. Ges. Nat.-hist. Mus. Lübeck, 2. H 30. Lübeck.

WALTER, C., 1926: Marine Hygrobatidae. Revision der Wassermilben-Genera Pontarachna PHILIPPI und Nautarachna MONIEZ. Intern. Revue Hydrob. Bd. 14, Heft 1/2. Leipzig.

WESTBLAD, E., 1924: Eine Methode zur Fixierung und zum Einschluß mit Alizarin vital gefärbter Objekte. Zool. Anz. Bd. 59. Leipzig.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 4.

Abb. 1. Genitalhof von *Piona coccinea* C. L. Koch ♂. Die Membranen der Genitalnäpfe sind mit Kongorot electiv gefärbt (Aufnahme von einem Gefrierschnitt).

Abb. 2. Stück der Genitalplatte von *Piona coccinea* C. L. Koch ♂. Die »Lumina« der Genitalnäpfe sind mit Silber imprägniert. Am Rande der Genitalplatte ist schon die ganze Napfhöhle mit reduziertem Ag gefüllt (nach einem Gefrierschnitt).

Abb. 3. Bauchseite von *Lebertia* sp. Nymphe. Die sogenannten provisorischen Genitalnäpfe mit gefärbten (Naphtylenblau) Ringen umrahmt (Aufnahme eines lebenden Tieres; die Gliedmaßen wegen ihrer Bewegungen nicht sichtbar).

Abb. 4. Ein anderes Individuum, stärker vergrößert. Sonst wie Abb. 3.

Abb. 5. Habitusbild von *Protzia eximia* (Protz). Die »Lumina« der gestielten Genitalnäpfe mit Silber imprägniert (nach einem lebenden Objekt).

Abb. 6. Genitalhof von *Protzia eximia* (Protz). Die »Lumina« der Genitalnäpfe mit Silber imprägniert, ein Genitalnapf rechts in der Abbildung ohne Färbung (nach einem Präparate in Ringerlösung mit mechanisch entfernten Eingeweiden. Die Tracheen sind größtenteils wegretuschiert).

Abb. 7. Einige Genitalnäpfe von *Protzia eximia* (Protz) sehr stark vergrößert. Sonst wie bei Abb. 6.

Abb. 8. *Eylaïs triarcuata* Piersig ♀ von der Rückenseite gesehen. Die »Lumina« der winzigen, über die Haut zerstreuten Organe mit Silbernitrat schwarz gefärbt (nach einem mit Formol entfärbten Präparat).

Abb. 9. *Eylaïs triarcuata* Piersig ♀. Ein Stück der Rückenhaut mit den differenzierten, punktförmigen Organen stärker vergrößert. Sonst wie Abb. 8.

Regeneration bei Planarien und Clavelina unter dem Einfluß von Radiumstrahlen.

Von

Karl Weigand.

(Aus dem Zoologischen Institut Würzburg und der Biologischen Station Herdla.)

Mit 45 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Die Arbeiten über biologische Strahlenwirkung hatten in den letzten Jahren unter anderem die Wirkungsweise von ultravioletten, Radium- und Röntgenstrahlen auf verschieden hoch differenzierte Zellarten zum Gegenstand gehabt. Dabei hatte sich die wesentliche Übereinstimmung von Radium- und Röntgenstrahlen im Gegensatz zu ultravioletten Strahlen bezüglich ihrer biologischen Wirkung gezeigt: Ultraviolette Strahlen schädigen vorwiegend differenzierte Zellen, während embryonale, undifferenzierte Zellen im wesentlichen unbeeinflußt bleiben (Ruppert 1924 an *Ascaris*, Seide 1925 und 1926 an *Ascaris* und *Hydatina senta*); Radium- und Röntgenstrahlen schädigen vorwiegend undifferenzierte, embryonale Zellen und lassen differenzierte Gewebe unbeeinflußt, es gilt für sie das Gesetz von Bergonié und Tribondeau (Holthusen 1920 an *Ascaris*, Seide 1925 und 1926). Die biologische Wirkung der Radiumstrahlen dürfte in erster Linie auf die γ-Strahlen zurückgeführt werden, dies erklärt auch die Übereinstimmung von Radium- und Röntgenstrahlen. Die γ-Strahlen kommen bei der gebräuchlichen Einschließung der Radiumpräparate vor allem zur Wirkung, daneben noch ein Teil der β-Strahlen. Die α-Strahlen werden schon von der Umhüllung des Präparats zurückgehalten.

Es lag nach diesen Ergebnissen nahe, die Wirkung von Radiumstrahlen auf regenerierende Objekte zu beobachten, da ja gerade hier eine deutliche Scheidung zwischen dem differenzierten Gewebe des Tieres und dem anfangs undifferenzierten Gewebe des Regenerats eintritt. Über diese Frage ist zwar schon mehrfach gearbeitet worden, doch sind die dabei erzielten Ergebnisse nicht vollständig genug und schwer mit den neueren Anschauungen über die biologische Strahlenwirkung in Einklang zu bringen. Als Versuchsobjekte schienen Planarien besonders aussichtsreich, weil ihre Regeneration nach allen Richtungen hin genau untersucht ist. Durch die Arbeit von Spek (1927), die unter anderem über das Verhalten omnipotenter Zellelemente bei der Regeneration von *Clavelina lepadiformis* berichtet, gewann diese Form ebenfalls an Interesse und wurde in die Untersuchungen einbezogen.

Für das vorgeschlagene Thema sowie für die dauernde Unterstützung und Anregung erlaube ich mir an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. Schleip, meinen herzlichsten Dank auszusprechen, ebenso Herrn Prof. Dr. Penners und Herrn Assistenten Dr. Weigmann, denen ich manchen Ratschlag verdanke. Zu besonderem Dank bin ich ferner den Herren der Biologischen Station Herdla bei Bergen, Herrn Prof. Dr. A. Brinkmann und Herrn Dr. S. Runnström, verpflichtet für ihre wertvolle Hilfe bei Beschaffung und Bearbeitung des marinen Materials.

I. Untersuchungen an Planarien.

A. Material und Untersuchungsmethode.

Als Untersuchungsobjekt wählte ich *Polycelis nigra*, *Planaria torva* und *Planaria lugubris*. Die größte Zahl der Versuche wurde an *Polycelis nigra* unternommen, die sich als gut regenerierend und leicht zu halten erwies. *Planaria torva* und *Planaria lugubris* dienten zum Vergleich. Eine Fütterung erfolgte während der eigentlichen Regenerationsversuche nicht, um nicht die Verhältnisse durch Ernährungseinflusse zu komplizieren. Lediglich bei Versuchen an ganzen, nicht regenerierenden Tieren erfolgte bei einem Teil der Versuche Fütterung in Form von fein zerstückeltem Regenwurmfleisch, um eventuelle Ernährungseinflusse festzustellen. Die Regeneration geschah unter Größenabnahme (infolge des Hungerzustandes), ging aber an unbestrahlten Tieren durchaus normal vor sich.

Als Strahlungsquelle diente ein Radiumbromidpräparat von etwa 15 mg, welches in einer Stahlkapsel mit Glimmerfenster eingeschlossen war. Das runde Fenster hatte einen Durchmesser von 10 mm. Die Tiere wurden in einer runden Glascuvette von 4 mm Höhe und 10 mm lichter Weite bestrahlt. Sie wurde mit Wasser gefüllt, das die Versuchstiere enthielt. Meist wurden nur drei Tiere zusammen bestrahlt, um schädliche Einflusse durch Luftmangel und dergleichen zu vermeiden. Die Cuvette selbst wurde mit dünner Aluminiumfolie abgedeckt und darauf die Kapsel mit dem Radium gestellt. Diese Anordnung erwies sich als einwandfrei; nur bei sehr langen Bestrahlungszeiten ging das eine oder andere Tier infolge Luftmangels oder zu starker Erwärmung ein. Für Kurzbestrahlungen von 5—15 Minuten diente außerdem ein Paraffinblock mit einer Aushöhlung, in der zwei bis drei Tiere mit der nötigen Wassermenge Platz hatten, so daß sie ständig unter Beobachtung standen und stets gleichmäßig im Strahlungsbereich gehalten werden konnten.

Nach Ende der Bestrahlung wurden die Tiere — ganz oder zerschnitten, je nach Versuch — in Boverischalen übertragen. Zu jedem Versuch wurde ein Kontrollversuch mit unbestrahlten Tieren angesetzt, die zu gleicher Zeit wie die Versuchstiere operiert wurden und auch sonst unter völlig gleichen Lebensbedingungen — mit Ausnahme der Bestrahlung — gehalten wurden. Nach Beginn der Regeneration wurden Versuch und Kontrolle jeden 2. Tag gezeichnet zur Feststellung von etwaigen Unterschieden, wie Größe des Regenerationskegels usw. Die Beobachtung erfolgte bei 25facher Lupenvergrößerung, Einzelheiten bei stärkerer Vergrößerung mittels Binoculars. Eine Zeichnung mit Hilfe des Zeichenapparats ließ sich bei der relativ sehr großen Beweglichkeit

der Objekte, die besonders bei der notwendigen Beleuchtung im auffallenden Licht hervortrat, leider nicht bewerkstelligen.

Das Wasser in den Schalen wurde alle 2 Tage gewechselt, die Schalen, geschützt vor greller Beleuchtung, Sonnenlicht usw., aufgestellt. Variiert wurde bei den Bestrahlungen lediglich die Dauer der Einwirkung; der Abstand des Präparats und alle anderen Umstände blieben unverändert. Die Operation wurde innerhalb verschiedener Fristen nach Ende der Bestrahlung bzw. vor Bestrahlung ausgeführt. Die Tiere wurden stets der Quere nach mit dem Skalpell zerschnitten, derart, daß das Kopfstück mit den Augen von dem Schwanzstück mit der Russel- und Geschlechtsöffnung getrennt wurde.

Nach Abschluß jedes einzelnen Versuches wurden sowohl die bestrahlten Tiere wie die Kontrolltiere gleichzeitig, zwecks späterer Zerlegung in Schnittserien, fixiert. Auf diese Art und Weise wurden die weit vorgeschrittenen Stadien der Beeinflussung durch die Strahlenwirkung erhalten. Zur histologischen Untersuchung der Stadien, welche die Einwirkung der Strahlung sofort oder nach wenigen Tagen zeigen sollten, wurden bestrahlte Tiere in entsprechenden Zeitabständen fixiert. Als Fixierungsmittel dienten Sublimat-Eisessig nach Carnoy sowie Zenkers Gemisch, unter Zusatz von einigen Tropfen Eisessig oder 40%igem Formol. Alle drei Fixierungsmittel lieferten zufriedenstellende Ergebnisse, am besten bewährte sich Zenker mit Formolzusatz. Die Fixierungsdauer betrug 20—30 Minuten. Die Chromsaure wurde mindestens 24 Stunden in fließendem Wasser ausgewaschen, hierauf die Objekte in Alkohol übergeführt und das Sublimat in 96%igem Alkohol, dem etwas Jod zugesetzt war, entfernt.

Die Einbettung erfolgte uber Xylol in Paraffin. Die Schnittdicke betrug in der Regel 10 μ, was sich für meine Zwecke als am vorteilhaftesten erwies. Es wurden Sagittalschnitte angefertigt, da sie den Regenerationskegel am günstigsten treffen. Als Kernfarbstoff diente Hämatoxylin nach Delafield, als Plasmafarbe Orange G. Die Einzelheiten des Gewebes kamen nach dieser Methode gut zur Darstellung. In der Hauptsache beschränkte ich mich bei der histologischen Untersuchung auf Schnitte von *Polycelis nigra*, jedoch wurden da, wo es sich als notwendig erwies, auch Schnitte von *Planaria lugubris* hergestellt. Gundsätzliche Unterschiede ergaben sich dabei nicht.

B. Versuche am lebenden Objekt.

Reihe 1 (s. Tabelle 1).

Versuchsanordnung: Versuchstiere *Polycelis nigra*, 15 Stunden bis herab zu 5 Minuten bestrahlt, sofort nach der Bestrahlung in Kopf- und Schwanzstück zerschnitten. Kontrolltiere zur gleichen Zeit durchschnitten. Zahl der Tiere in jedem Versuch drei und drei Kontrolltiere. Versuchstiere 13 bis 21 Tage beobachtet.

Frage der letalen Dosis: Keine Strahlungsdosis tötet das Tier sofort. Zum mindesten beginnt die Regeneration. Der Tod trat auch später — innerhalb der Beobachtungszeit — nicht ein, auch nicht, wenn die Bestrahlung zu einem Stillstand der Regenerationsvorgänge geführt hatte. Dies Ergebnis steht in Widerspruch zu den Angaben

Schapers (1904), der bei einer Bestrahlungszeit von $3^1/_2$ Stunden nach 11 Tagen den Tod und den Zerfall seiner Versuchstiere (*Planaria lugubris*) feststellte. Bei anderen Versuchen (siehe unten!) bestätigte sich aber das Ergebnis Schapers. Auch Seide (1926) beobachtete eine tödliche Wirkung hoher Radiumstrahlungsdosen auf erwachsene *Hydatina*.

Tabelle 1. *Polycelis nigra*. Sofort nach Bestrahlung operiert.

Bestrahlungsdauer	Auftreten der Rüsselöffnung nach Tagen		Auftreten der Augen nach Tagen		Verwachsung der Schnittränder nach Tagen		Starke Deformation nach Tagen		Beobachtungszeit nach Tagen
	Kontr.	Vers.	Kontr.	Vers.	Kopfstück	Schwanzstuck	Kopfstück	Schwanzstück	
5 Min.	4—5	4—5	9—10	13—14	—	—	—	—	16
10 »	4—5	4—5	8—9	12—13	—	—	—	—	21
15 »	4—5	4—5	8—9	12—13	—	—	—	—	19
30 »	4—5	4—5	9—10	—	7	6	—	13	14
1 Std.	4	4—5	9—10	—	6—7	5—6	—	11—12	13
2 »	4—5	6—7	10—11	—	11	11—12	15—16	13	18
$4^1/_2$ »	4—5	7—8	9—10	—	10—11	9—10	12—13	10—11	18
6 »	4—5	6—7	9—10	—	8—9	9—10	10	10—12	18
8 »	4—5	6—7	9—10	—	9—10	9—10	11—12	11—12	17
15 »	4—5	—	9—10	—	12	10	15	12—13	19
					durchschnittl.		durchschnittl.		
					9,3	8,8	12,9	11,9	

Die letalen Dosen bei *Ascaris*- und *Hydatina*-Embryonen, die Ruppert (1924) und Seide (1926) beobachtet haben, können hier nicht in Vergleich gestellt werden.

Das Verhalten der Versuchstiere in der ersten Zeit nach der Bestrahlung: Nach dem Zerschneiden tritt bei allen Tieren, bestrahlten wie unbestrahlten, eine starke Kontraktion der Wundfläche ein, die dadurch gegen außen verschlossen wird. Während der ersten Stunden schwimmen die Teilstücke lebhaft umher, setzen sich aber dann allmählich am Glas fest und ziehen sich zusammen. Auf diesem Stadium scheint die Regeneration zu beginnen. Nach 2 bis 3 Tagen kann man an den Schnittflächen einen hellen, schmalen Streifen wahrnehmen, der sich von dem dunklen Pigment seiner Umgebung deutlich abhebt; die Kontraktion hat inzwischen aufgehört. Ob man bereits Regenerationsgewebe vor sich hat, oder ob ein Regenerationskegel nur dadurch vorgetäuscht wird, daß durch das dünne Verschlußhäutchen Körpergewebe durchschimmert, läßt sich auf diesem Stadium

äußerlich noch nicht mit Sicherheit unterscheiden. Ein gradueller Unterschied am 2.—3. Tag zwischen bestrahlten und unbestrahlten Tieren ist nicht festzustellen. Aber schon am 4.—5. Tag sind Unterschiede in der Größe der Regenerationskegel deutlich zu sehen. Dabei verhalten sich gleich lang bestrahlte Tiere im wesentlichen ebenso gleich wie die Kontrolltiere unter sich. Dies rechtfertigt auch die niedrige Zahl (meist drei) von Versuchstieren.

Die Wirkung verschiedener Bestrahlungszeit auf den Regenerationsverlauf: Wie gesagt, scheint bei allen Bestrahlungszeiten der Regenerationsvorgang wenigstens zu beginnen. In den meisten Fällen vergrößert sich der wirkliche oder nur vorgetäuschte Regenerationskegel nach 2—3 Tagen nicht mehr, wenigstens soweit man nach äußerer Beobachtung dies erkennen kann.

Bei kurzen Bestrahlungszeiten (5—15 Minuten) ist die Regeneration eine vollkommene. Die Rüsselöffnung tritt bei Versuch und Kontrolle gleichmäßig am 4.—5. Tag nach der Operation auf; auch die Größen der Regenerationskegel sind annähernd gleich. In den nächsten Tagen geht die Regeneration bei bestrahlten Tieren langsamer vor sich. Treten die Augen an unbestrahlten Tieren durchschnittlich nach 8—10 Tagen auf, so erscheinen sie an bestrahlten 4—5 Tage später (s. Tabelle 1).

Bei höheren Bestrahlungszeiten ändern sich die Verhältnisse zunehmend. Bereits eine Dosis von $^1/_2$ Stunde bringt eine tiefergreifende, äußerlich in Deformation (siehe unten!) sich zeigende Schädigung, die einen regelmäßigen Ablauf der Regeneration unmöglich macht. Die Bildung von Regenerationsmaterial kommt zum Stillstand. Das gebildete Regenerationsgewebe ist anfangs noch als weißer, halbmondförmiger Streifen zu sehen und verschwindet dann äußerlich völlig. Ferner tritt auch bei einer $^1/_2$stündigen Bestrahlung ein gewisser Unterschied zwischen Kopf- und Schwanzstücken in bezug auf das Regenerationsvermögen hervor. Von drei bestrahlten Tieren ($^1/_2$ Stunde) lieferte ein Kopfstück innerhalb von 12—14 Tagen ein Regenerat mit normalem Rüssel und von normaler Größe; die beiden anderen Kopfstücke blieben auf einem Stadium stehen, wo die linken und rechten seitlichen Partien des Hinterendes deformiert waren (siehe unten!). Die Rüsselöffnungen waren verschwunden. Die Schwanzstücke waren nach 13 Tagen bedeutend stärker deformiert und in ihren Funktionen stark gehemmt. Ich habe im Lauf der Versuche durchweg eine stärkere Hinfälligkeit der Schwanzstücke gefunden. Die Abb. 1 veranschaulicht die Größenverhältnisse der Regenerationskegel von Tieren, die 5 Minuten bis 15 Stunden bestrahlt wurden, am 5., 7. und 14. Tag nach Regenera-

tionsbeginn, verglichen mit der Größe des Regenerationskegels eines unbestrahlten Tieres (*K*) zu denselben Zeiten. Die Größenabnahme der Regenerationskegel mit wachsender Bestrahlungszeit tritt deutlich hervor.

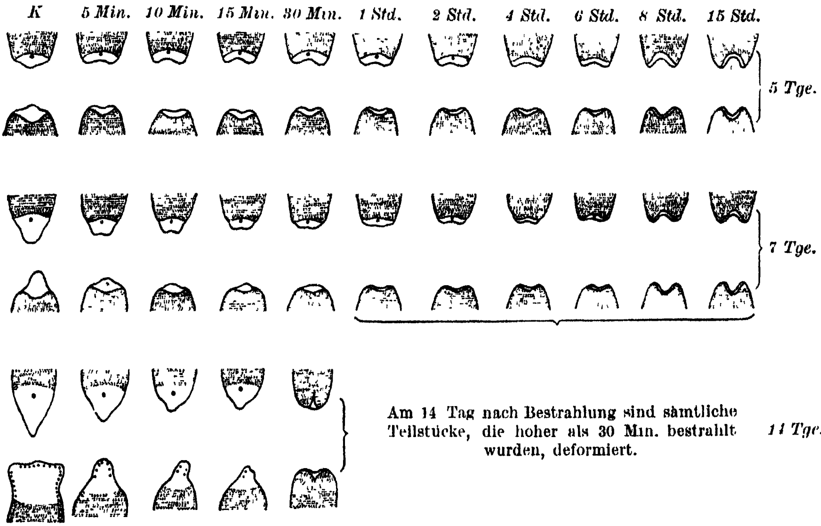


Abb 1. *Polycelis nigra.* Größen der Regenerationskegel von Kopf und Schwanzstück bei Bestrahlungszeiten von 5 Minuten bis 15 Stunden, am 5., 7. und 14. Tag nach Regenerationsbeginn, im Vergleich zum Regenerationskegel eines Kontrolltieres zu denselben Zeiten. *K* Reihe der Kontrolltiere, 5 Minuten bis 15 Stunden Reihen der bestrahlten Tiere. Regenerationskegel weiß, altes Gewebe punktiert.

Deformationserscheinungen: Ein Beispiel für die schon oben erwähnte Deformation an einem Kopfstück zeigt Abb. 2. Die seitlichen Teile des Schnittrandes scheinen hinter dem Regenerationsmaterial in



Abb. 2. *Polycelis nigra.* Mittelstark (2–6 Stunden) bestrahlte Kopfstücke am 7., 9. und 11. Tag nach Regenerationsbeginn. Fortschreitende Verwachsung der Wundränder.

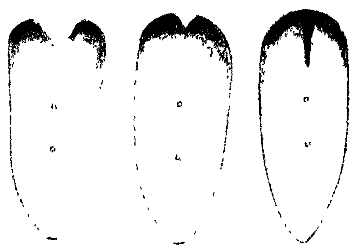


Abb. 3. *Polycelis nigra.* Mittelstark (2–6 Stunden) bestrahlte Schwanzstücke am 6., 8. und 9. Tag nach Regenerationsbeginn. Fortschreitende Verwachsung der Wundränder.

der Mitte miteinander zu verwachsen. Entsprechend verhalten sich Schwanzstücke an ihrem vorderen Ende (Abb. 3). Ich habe das Auftreten dieser Verwachsungen konstant beobachten können. Sie ver-

liefen bei ein und derselben Bestrahlungszeit sehr gleichmäßig, zeigten aber Verschiedenheiten bei verschiedenen Bestrahlungszeiten. Sie traten 5—12 Tage nach der Operation ein (s. Tabelle 1), entsprechend den Bestrahlungszeiten von 15 Stunden bis herunter zu 30 Minuten.

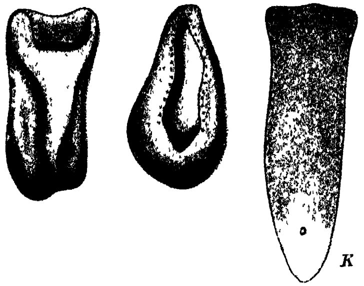


Abb. 4. *Polycelis nigra* Kopfstücke 4 Stunden bestrahlt, 17 Tage nach Regenerationsbeginn stark deformiert. *K* gleichaltes Kontrolltier.

Bei starken Bestrahlungen (bei Schwanzstücken von 1 Stunde, bei Kopfstücken von 2 Stunden an) verwachsen nicht nur die seitlichen Teile des Wundrandes in der geschilderten Weise, sondern sie zeigen auch krankhafte Auftreibungen und Umrollungen einzelner Körperteile, auch können solche an anderen Stellen des bestrahlten Stückes auftreten (s. Abb. 4—6). Ferner ist in manchen Fällen eine Abstoßung von Gewebe am Hinterende eines Kopfstückes zu beobachten gewesen, nämlich in der Gegend, wo früher die Rüsselöffnung gelegen hatte (s. Abb. 6). Es sei ausdrücklich betont, daß selbst diese Stadien noch

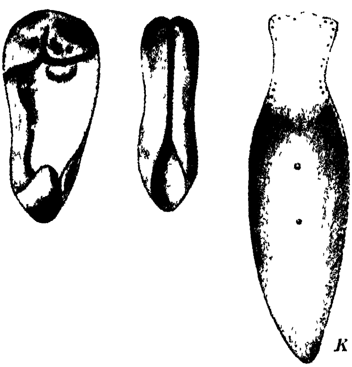


Abb. 5. *Polycelis nigra*. Schwanzstücke 2 und $4^1/_2$ Stunden bestrahlt, 17 Tage nach Regenerationsbeginn stark deformiert. *K* gleichaltes Kontrolltier.

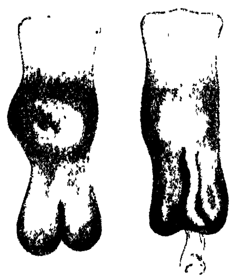


Abb. 6. *Polycelis nigra*. Kopfstück 6 Stunden bestrahlt, am 13. bzw. 15 Tag nach Regenerationsbeginn. Auftreibung mit darauffolgender Gewebeabstoßung am 15. Tag.

auf Reize reagieren, z. B. auf starkes Licht oder auf Berührung durch Kontraktion antworten. Bei dem Hungerzustand, in dem ich Versuch und Kontrolle hielt, wurden beide zusehends kleiner, die Kontrolltiere jedoch stärker als die Versuchstiere, die nicht regenerieren konnten und deshalb weniger Material brauchten. Child (1915, angeführt nach

Korschelt 1927) erwähnt bei *Planaria velata* äußerlich ähnlich aussehende Auftreibungen und Gewebeabstoßungen. Dort schwillt das Hinterende an, der Mundapparat wird rückgebildet. Nimmt die Anschwellung überhand, so daß nur noch der Kopf frei bleibt, dann zerfallen die betreffenden Tiere. In anderen Fällen kann aber auch die angeschwollene Körperpartie vorher abgestoßen werden, und der Vorderteil beginnt zu regenerieren.

Rüsselregeneration: Bei der Operation wurde das hintere Ende des Rüssels mitsamt der Rüsselöffnung vom Kopfstück abgetrennt. Bei unbestrahlten Tieren sowie bei bis zu 1 Stunde bestrahlten wurde eine neue Öffnung in der Regel 4—5 Tage nach der Operation sichtbar, bei höheren Dosen erst nach 6—8 Tagen. Bei einer Dosis von 15 Stunden unterblieb die Bildung einer Rüsselöffnung. Die Versuche mit gleicher Dosis verhielten sich dabei nicht ganz gleichmäßig; eine Neubildung trat nicht immer bei allen drei Tieren eines Versuches ein. Die Kontrolltiere dagegen lieferten alle ausnahmslos neue Öffnungen. Zahlenmäßig ergaben sich 60% Neubildungen bei allen Versuchstieren gegenüber 100% bei sämtlichen Kontrolltieren. Die Regeneration der Rüssel selbst konnte äußerlich nicht verfolgt werden; soweit gelegentlich Rüssel ausgestreckt wurden, machten sie einen normalen Eindruck. Im Verlauf der Verwachsung des Hinterendes und der nachfolgenden Deformationen verschwand die gebildete Öffnung nach und nach, sie schien in die Verwachsung einbezogen zu werden.

Ergebnis: Bei Operation unmittelbar nach Bestrahlung haben Radiumstrahlen bis zu 15stündiger Einwirkung innerhalb von 13 bis 21 Tagen keine letale Wirkung. Alle bestrahlten Tiere beginnen mit der Regeneration, wenigstens wird der Wundverschluß durchgeführt. Je länger die Bestrahlung dauert, desto weniger Regenerationsmaterial scheint nach äußerlicher Betrachtung gebildet zu werden. Mit zunehmender Bestrahlung wird die Regeneration mehr und mehr gehemmt, bei Schwanzstücken mehr als bei Kopfstücken; ferner treten Verwachsungen am Schnittrand, Auftreibungen und Gewebeabstoßungen ein. Die Neubildung der Rüsselöffnung variiert bei gleich stark bestrahlten Tieren und tritt bei höheren Dosen später ein als bei niederen. Die gebildete Öffnung hat keinen dauernden Bestand, wenn die Regeneration unterbleibt.

Reihe 2 (s. Tabelle 2).

Versuchsanordnung: Versuchstiere *Polycelis nigra*. 15 Stunden bis herab zu 5 Minuten bestrahlt, 1 Tag nach Ende der Bestrahlung in Kopf- und Schwanzstück zerschnitten. Kontrolltiere zu gleicher

Zeit durchschnitten. Zahl der Tiere in jedem Versuch drei und drei Kontrolltiere. Versuchstiere 12—19 Tage beobachtet.

Tabelle 2. *Polycelis nigra.* 1 Tag nach Bestrahlung operiert.

Bestrahlungsdauer	Auftreten der Rüsselöffnung nach Tagen		Auftreten der Augen nach Tagen		Verwachsung der Schnittränder nach Tagen		Starke Deformation nach Tagen		Beobachtungszeit nach Tagen
	Kontr	Vers.	Kontr.	Vers.	Kopfstück	Schwanzstück	Kopfstück	Schwanzstück	
5 Min.	5	5—6	9—10	14—15	—	—		—	16
10 »	4—5	4—5	8—9	—	5—6	5—6	—	—	19
15 »	4—5	4—5	8—9	—	5—6	5—6	—	13	19
30 »	5	6—7	9—10	—	6—7	7	—	—	12
2 Std.	4—5	4—5	8—9	—	6—7	6—7	11—12	11—12	14
$5^1/_2$ »	4—5	—	8—9	—	6—7	6—7	11	11	13
6 »	5	—	8—9	—	6—7	6	11—12	11—12	14
8 »	5	—	9—10	—	8—9	7—8	13—14	11—12	16
11 »	4—5	—	8—9	—	8—9	8—9	12—13	12—13	14
15 »	4—5	—	8—9	—	9	9—10	12—13	12—13	15
					durchschnittl.		durchschnittl.		
					7,0	6,8	12,1	11,9	

Verzögerung der Regeneration: Kurz bestrahlte Tiere (5 bis 15 Minuten) führen keine vollkommene Regeneration mehr durch. Nur bei der kleinen Dosis von 5 Minuten kommt es noch zu einer vollkom-

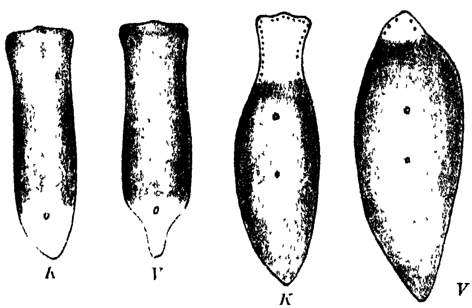


Abb. 7. *Polycelis nigra.* *K* Kontrolltier. *V* Versuchstier, je ein Kopf- und Schwanzstück. *V* 5 Minuten bestrahlt, beide am 15. Tag nach der Operation. Versuchstier in der Regeneration zurückgeblieben.

menen Regeneration mit Neubildung der Augen. Der gebildete Regenerationskegel war kleiner als bei derselben Bestrahlungszeit in Reihe 1, die Augen wurden erst nach 14—15 Tagen sichtbar. Die Abb. 7 zeigt Versuch (5 Minuten) und Kontrolle *K* 15 Tage nach Operation. Bei

dem Kontrolltier ist bereits eine Formregulation an Kopf- und Schwanzstück durchgeführt. Bei dem Versuchstier fehlt diese, ferner sind die Regenerationskegel kleiner, ebenso die Zahl der neu gebildeten Augen. Bestrahlungszeiten von 10—15 Minuten erwiesen sich als stark hemmend, die Wundränder waren schon 5—7 Tage nach der Operation verwachsen. In diesem Zustand verharrten die Stücke längere Zeit, ohne in stärkere Deformation einzutreten. Starke Deformation fehlte innerhalb der Beobachtungszeit auch bei Stücken, die $^1/_2$ Stunde bestrahlt worden waren. Stärker bestrahlte Tiere ($^1/_2$—15 Stunden) zeigten in allen Fällen weniger Regenerationsgewebe als bei den entsprechenden Dosen der Reihe 1. Die Regeneration kommt früher zum Stillstand, der genaue Zeitpunkt läßt sich durch direkte Beobachtung schwer bestimmen. Indirekt äußert sich dies in einem früheren Eintreten der Verwachsung der Wundränder, durchschnittlich 7 Tage nach Operation, gegenüber 9 Tagen bei Reihe 1. Die Schwanzstücke erwiesen sich wieder stärker geschädigt als die Kopfstücke. Bildung einer Rüsselöffnung bei den meisten Stücken, die bis zu 2 Stunden bestrahlt wurden, an höher bestrahlten nur selten. Versuchstiere 36% mit Neubildungen, Kontrollen 100%. Die genauen Zahlenwerte gibt Tabelle 2 wieder.

Ergebnis: Bei Operation 1 Tag nach Ende der Bestrahlung tritt allgemein eine stärkere Schädigung der Versuchstiere ein, besonders auffallend bei den Dosen von 10 und 15 Minuten. Die stärkere Wirkung äußert sich in der geringeren Größe der Regenerationskegel, der verspäteten und zahlenmäßig geringeren Augenbildung, im früheren Verwachsen der Schnittstelle sowie im geringeren Prozentsatz der neugebildeten Rüsselöffnungen.

Reihe 3 (s. Tabelle 3).

Versuchsanordnung: Versuchstiere *Polycelis nigra*. 15 Stunden bis herab zu $1^1/_2$ Stunden bestrahlt, $1^1/_2$ Tage nach Bestrahlung in Kopf- und Schwanzstück zerschnitten. Kontrolltiere zu gleicher Zeit durchschnitten. Zahl der Tiere in jedem Versuch drei und drei Kontrolltiere. Versuchstiere 12—17 Tage beobachtet.

Es trat nur eine geringe Menge von Regenerationsgewebe auf, weniger als bei den entsprechenden Versuchen der Reihe 2. Der Regenerationskegel hatte nicht lange Bestand, die Verwachsung des Schnittrandes erfolgte durchschnittlich 5—6 Tage nach Operation, Deformation durchschnittlich nach $9^1/_2$ Tagen. Rüsselöffnung bei 17% der Versuchstiere gebildet, bei Kontrollen in 100%.

Tabelle 3. *Polycelis nigra.* $1^1/_2$ Tage nach Bestrahlung operiert.

Bestrahlungsdauer	Auftreten der Rüsselöffnung nach Tagen		Auftreten der Augen nach Tagen		Verwachsung der Schnittränder nach Tagen		Starke Deformation nach Tagen		Beobachtungszeit nach Tagen
	Kontr.	Vers.	Kontr.	Vers.	Kopfstück	Schwanzstück	Kopfstück	Schwanzstück	
$1^1/_2$ Std.	4—5	5—6	8—9	—	6	5—6	11—12	11—12	17
$3^1/_2$ »	4 5	—	8—9	—	5—6	5—6	9—10	9—10	13
6 »	4—5	—	7—8	—	5—6	5—6	9—10	8—9	15
8 »	4—5	—	7—8	—	6	6	9—10	9—10	12
15 »	4—5	—	8—9	—	6	5—6	8	8	13
					durchschnittl.		durchschnittl.		
					5,8	5,6	9,6	9,4	

Ergebnis: Die Schädigungen sind stärker ausgeprägt und treten früher ein als in Reihe 1 und Reihe 2.

Reihe 4 (s. Tabelle 4).

Versuchsanordnung: Versuchstiere *Polycelis nigra.* 15 Stunden bis herab zu 10 Minuten bestrahlt, 2 Tage nach Ende der Bestrahlung in Kopf- und Schwanzstück zerschnitten. Kontrolltiere zu gleicher Zeit durchschnitten. Zahl der Tiere in jedem Versuch drei und drei Kontrolltiere. Versuchstiere 10—16 Tage beobachtet.

Tabelle 4. *Polycelis nigra.* 2 Tage nach Bestrahlung operiert.

Bestrahlungsdauer	Auftreten der Rüsselöffnung nach Tagen		Auftreten der Augen nach Tagen		Verwachsung der Schnittränder nach Tagen		Starke Deformation nach Tagen		Beobachtungszeit nach Tagen
	Kontr.	Vers.	Kontr.	Vers.	Kopfstück	Schwanzstück	Kopfstück	Schwanzstück	
10 Min.	4—5	6—7	9—10	—	6—7	6—7	—	—	13
15 »	4—5	8—9	9	—	7-8	6—7	—	8—9	12
30 »	5	—	8—9	—	5—6	5—6	—	—	10
2 Std.	4—5	—	8—9	—	3—4	3—4	9—10	9—10	13
$4^1/_2$ »	4—5	—	8—9	—	3—4	4—5	8—9	8—9	12
6 »	4—5	—	8—9	—	4—5	4—5	7—8	8—9	14
8 »	5	6—7	8—9	—	5—6	5—6	7—8	7—8	12
11 »	4—5	—	7—8	—	4—5	4—5	8—9	8—9	14
15 »	4—5	—	7—8	—	3—4	3—4	7—8	7—8	16
					durchschnittl.		durchschnittl.		
					5	5	8,2	8,3	

Äußerlich waren nur noch geringe Spuren von Regenerationsgewebe sichtbar; schon nach 3—5 Tagen erfolgte bei höheren Dosen durchschnittlich eine Verwachsung der Wundränder, auch die Deformationen setzten schon 8 Tage nach Operation ein. Die bis zu $^1/_2$ Stunde bestrahlten Tiere verharrten, ähnlich wie in Reihe 2, lange Zeit auf dem Verwachsungszustand, ohne alle, innerhalb der Beobachtungszeit, in Deformation zu treten. Neubildung der Rüsselöffnung bei 25% der Versuchstiere, 100% der Kontrolltiere, teilweise zu einer Zeit, wo bereits die Verwachsung der Wundränder begonnen hatte. In einigen dieser Fälle trat Gewebe aus den Öffnungen heraus und wurde abgestoßen. Die hohere Zahl von Neubildungen gegenüber Reihe 3 erklärt sich aus dem Fehlen von kurzen Bestrahlungszeiten bei Reihe 3, was einen niedrigeren Prozentsatz vortäuscht.

Ergebnis: Die Schädigungen der Versuchstiere sind stärker ausgeprägt und treten früher ein als in den vorhergehenden Versuchsreihen.

Reihe 5 (s. Tabelle 5).

Versuchsanordnung: Versuchstiere *Polycelis nigra*. 16 Stunden bis herab zu 10 Minuten bestrahlt, 3 Tage nach Ende der Bestrahlung in Kopf- und Schwanzstück zerschnitten. Kontrolltiere zu gleicher Zeit durchschnitten. Zahl der Tiere in jedem Versuch drei und drei Kontrolltiere. Versuchstiere 13—14 Tage beobachtet.

Tabelle 5. *Polycelis nigra*. 3 Tage nach Bestrahlung operiert.

Bestrahlungsdauer	Auftreten der Rüsselöffnung nach Tagen		Auftreten der Augen nach Tagen		Verwachsung der Schnittränder nach Tagen		Starke Deformation nach Tagen		Beobachtungszeit nach Tagen
	Kontr.	Vers.	Kontr.	Vers.	Kopfstück	Schwanzstück	Kopfstück	Schwanzstück	
10 Min	4—5	4—5	8—9	—	7—8	8	—	—	13
15 »	4—5	—	9—10	—	7—8	6—7	—	—	13
30 »	5	7—8	9—10	—	7—8	5—6	—	—	13
2 Std.	4—5	—	8	—	3—4	3—4	8—9	9—10	13
$4^1/_2$ »	4—5	4—5	8—9	—	3—4	3—4	8—9	—	14
6 »	4—5	—	8—9	—	4—5	4—5	8—9	8—9	13
8 »	5	—	8—9	—	4—5	4—5	9—10	9—10	13
16 »	4—5	5	8—9	—	3—4	3—4	10—11	10—11	14
					durchschnittl.		durchschnittl.		
					5,2	4,9	9,1	9,5	

In seltenen Fällen waren noch Spuren von Regenerationsgewebe sichtbar; von der Bildung eines eigentlichen, deutlichen Regenerationskegels war dagegen nichts zu bemerken. Die Verwachsung erfolgte durchschnittlich 3—5 Tage nach Operation, Deformation nach 8—10 Tagen. Bildung einer Rüsselöffnung in 23% der Versuchstiere, 100% der Kontrolltiere. Bei einigen Stücken konnte man erkennen, daß die gebildeten Öffnungen von einem Häutchen überwachsen wurden. Auch in dieser Reihe war die Verwachsung schon bei manchen Versuchen im Gange, wenn die Öffnung zum Vorschein kam. Gewebe wurde manchmal abgestoßen, jedoch nur in geringen Mengen. Das äußere Bild der Versuche gibt Abb. 8.



Abb. 8 *Polycelis nigra.* K Kontrolltier, V Versuchstier, je ein Kopf- und Schwanzstück V 10 Stunden bestrahlt, beide am 9. Tag nach der Operation. Versuchstier in Deformation.

Ergebnis: Die Bildung eines Regenerationskegels unterbleibt äußerlich fast vollkommen; Verwachsung und Deformation treten früher ein als in den vorhergehenden Reihen, die Bildung der Rüsselöffnungen erfolgt seltener.

Reihe 6 (s. Tabelle 6).

Versuchsanordnung: Versuchstiere *Planaria torva.* 11 Stunden bis herab zu 1 Stunde bestrahlt, sofort nach Bestrahlung in Kopf- und Schwanzstück zerschnitten. Kontrolltiere zu gleicher Zeit durch-

Tabelle 6. *Planaria torva.* Sofort nach Bestrahlung operiert.

Bestrahlungsdauer	Auftreten der Rüsselöffnung nach Tagen		Auftreten der Augen nach Tagen		Verwachsung der Schnittränder nach Tagen		Starke Deformation nach Tagen		Beobachtungszeit nach Tagen
	Kontr.	Vers.	Kontr.	Vers.	Kopfstück	Schwanzstück	Kopfstück	Schwanzstück	
1 Std.	4—5	6—7	7—8	—	7—8	7—8	—	13—14	14
2½ »	4—5	6—7	8—9	—	8—9	8—9	13—14	13—14	15
4½ »	4-5	—	8—9	—	7—8	7—8	—	—	15
8 »	4—5	6—7	8—9	—	8—9	7—8	12—13	12—13	14
11 »	4—5	6—7	7—8	—	7—8	7—8	9—10	9—10	14
					durchschnittl.		durchschnittl.		
					8	7,7	11,8	12,3	

schnitten. Zahl der Tiere in jedem Versuch drei und drei Kontrolltiere. Versuchstiere 14—15 Tage beobachtet.

Parallelversuche zu Reihe 1: Der Materialmangel ermöglichte leider nur wenige Versuche. Es traten die gleichen Erscheinungen auf wie in den Versuchen der Reihe 1 an *Polycelis nigra*, Verwachsung der Schnittränder und Deformation. Bei einer Dosis von einer Stunde konnten die Kopfstücke nahezu normal regenerieren, während die Schwanzstücke starke Hemmung zeigten. Die Verwachsung erfolgte gegenüber *Polycelis nigra* etwas früher, bereits durchschnittlich nach 8 Tagen, ebenso die Deformation durchschnittlich 12 Tage nach Operation. Bildung einer Rüsselöffnung wie in Reihe 1 in 60% der Versuchstiere, 100% der Kontrolltiere.

Ergebnis: Radiumstrahlen haben auf die Regeneration von *Planaria torva* dieselbe Wirkung wie auf *Polycelis nigra*, die Resultate der Versuche stimmen mit denen der Reihe 1 vollkommen überein.

Reihe 7 (s. Tabelle 7).

Versuchsanordnung: Versuchstiere *Planaria lugubris*. $15^1/_2$ Stunden bis herab zu 30 Minuten bestrahlt, sofort nach der Bestrahlung in Kopf- und Schwanzstück zerschnitten. Kontrolltier zu gleicher Zeit durchschnitten. Zahl der Versuchstiere in jedem Versuch zwei und zwei Kontrolltiere. Versuchstiere 14 15 Tage beobachtet.

Tabelle 7. *Planaria lugubris*. Sofort nach Bestrahlung operiert.

Bestrahlungsdauer	Auftreten der Rüsselöffnung nach Tagen		Auftreten der Augen nach Tagen		Verwachsung der Schnittränder nach Tagen		Starke Deformation nach Tagen		Beobachtungszeit nach Tagen
	Kontr.	Vers.	Kontr.	Vers.	Kopfstück	Schwanzstück	Kopfstück	Schwanzstück	
30 Min.	5—6	5—6	8 9	—	—	—	--	—	15
1 Std.	4 5	5—6	8—9	—	-	—	—	—	14
$15^1/_2$ »	4—5	-	7	—	13—14	13—14	—	—	14

Tabelle 8. *Planaria lugubris*. 2 Tage nach Bestrahlung operiert.

30 Min.	4	4	6	7—8	—	—	—	—	11
1 Std.	4	4	6—7	7—8	-	21—22	—	-	22
$2^1/_2$ »	4—5	6—7	6—7	11	—	-	—	—	23
6 »	4—5	6—7	7	—	6—7	6—7	—	--	13

Parallelversuche zu Reihe 1: Bei $^1/_2$- und 1stundiger Bestrahlung erfolgte an den Kopfstücken, innerhalb der Beobachtungszeit,

normale Regeneration, sie erwiesen sich also als etwas widerstandsfähiger als *Polycelis nigra*. Bei den Schwanzstücken kam es zwar auch zur Ausbildung eines typischen Regenerationskegels, jedoch blieb dieser klein, Augen wurden nicht gebildet. Rüsselöffnungen wurden gebildet. Bei der Dosis von $15^1/_2$ Stunden trat nach 7—8 Tagen der Stillstand der Regeneration ein. Verwachsung der Schnittränder folgte. Der Regenerationskegel war relativ besser ausgebildet als bei *Polycelis nigra* nach derselben Einwirkung, wie ein Vergleich der Abb. 9 mit denen der Reihe 1 zeigt. Eine Rüsselöffnung wurde in diesem Fall nicht gebildet. Starke Deformationen fehlten innerhalb der Beobachtungszeit, erst eine Dosis von $15^1/_2$ Stunden bewirkte dieselben Folgeerscheinungen wie an *Polycelis nigra*.

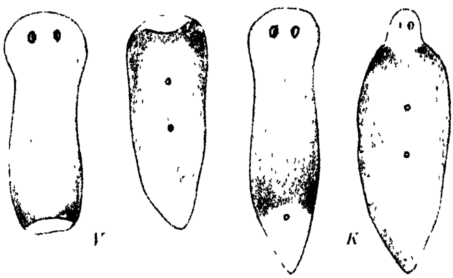


Abb. 9 *Planaria lugubris*. *K* Kontrolltier. *V* Versuchstier, je ein Kopf- und Schwanzstück. *V* $15^1/_2$ Stunden bestrahlt, beide am 8. Tag nach der Operation.

Ergebnis: *Planaria lugubris* erweist sich als widerstandsfähiger gegen Radiumstrahlen als *Polycelis nigra*, was sich in besserer Ausbildung des Regenerationskegels, späterem Stillstand der Regeneration sowie im selteneren Vorkommen von stärkeren Deformationen äußert. Verwachsung der Schnittränder erfolgt in derselben Weise wie bei *Polycelis nigra*.

Reihe 8 (s. Tabelle 8).

Versuchsanordnung: Versuchstiere *Planaria lugubris*. 6 Stunden bis herab zu 30 Minuten bestrahlt, 2 Tage nach Ende der Bestrahlung in Kopf- und Schwanzstück zerschnitten. Kontrolltiere zu gleicher Zeit durchschnitten. Zahl der Tiere in jedem Versuch zwei und zwei Kontrolltiere. Versuchstiere 11—23 Tage beobachtet.

Parallelversuche zu Reihe 4: Lediglich bei der Dosis von 6 Stunden unterblieb die Regeneration, und es trat Verwachsung ein, in den anderen Fällen erfolgte sie vollkommen. Die Augenbildung war dabei verzögert gegenüber den Kontrolltieren. In einem Fall (1 Stunde) führte das Schwanzstück die Regeneration nicht durch, und die Schnittränder verwuchsen. Ferner war es auffallend, daß bei manchen Tieren gegen Ende der Beobachtungszeit, als die eigentliche Regeneration schon als beendet gelten konnte, Unregelmäßigkeiten in Form von

leichteren Deformationen auftraten. Starke Deformationen fehlten bei allen Versuchen.

Ergebnis: Eine merkbare Verzögerung der Regeneration wie bei den entsprechenden Versuchen der Reihe 4 an *Polycelis nigra* tritt nicht ein. Es bestätigt sich die größere Widerstandsfähigkeit von *Planaria lugubris* gegen Radiumstrahlen.

Reihe 9 (s. Tabelle 9).

Versuchsanordnung: Versuchstiere *Polycelis nigra*. Versuchstiere wurden unbestrahlt in Kopf- und Schwanzstück zerschnitten. Kontrolltiere zu gleicher Zeit durchschnitten. Versuchstiere in Abständen von $1^1/_2$—9 Tagen nach Operation bestrahlt. Bestrahlungszeit 2 Stunden, zum Vergleich einmal 30 Minuten. Zahl der Tiere in jedem Versuch drei und drei Kontrolltiere. Versuchstiere 11—19 Tage beobachtet.

Tabelle 9. *Polycelis nigra*. Vor Bestrahlung operiert.

Bestrahlungsdauer	Zeitdifferenz zwischen Operation u. Bestrahlung nach Tagen	Auftreten der Augen nach Tagen		Beobachtungszeit nach Tagen
		Kontr.	Vers.	
30 Min.	$1^1/_2$	9—10	12—13	11
2 Std.	$1^1/_2$	8—9	—	11
2 »	$2^1/_2$	8—9	11—12	16
2 »	$3^1/_2$	8—9	10—11	12
2 »	4	9	11—12	13
2 »	5	8—9	11—12	13
2 »	7	8—9	9—10	12
2 »	9	8—9	8—9	11

Wirkung der Bestrahlung auf verschieden alte Regenerate: 2stündige Bestrahlung hinderte bei einer Differenz von $1^1/_2$ Tagen zwischen Operation und Bestrahlung die Bildung von Augen am Regenerationskegel des Schwanzstückes, der Regenerationskegel blieb klein. Lag eine größere Zeitdifferenz zwischen Operation und Bestrahlung, dann wurden in allen Fällen Augen gebildet. Je größer die Differenz, je älter das Regenerat, desto geringer die Verspätung der Augenbildung gegenüber den Kontrolltieren. Bestrahlung von 30 Minuten hinderte die verspätete Augenbildung auch bei der Differenz von $1^1/_2$ Tagen nicht. Die Abb. 10 gibt den Vergleich zwischen gleich alten und gleich lang bestrahlten Tieren (2 Stunden) wieder, mit zeitlicher Differenz von $1^1/_2$—9 Tagen zwischen Operation und Bestrahlung. Wie er-

sichtlich, nimmt die Größe des Regenerationskegels mit wachsender Zeitdifferenz mehr und mehr zu und wird dem der Kontrolltiere immer ähnlicher. 7—9 Tage Differenz zwischen Operation und Bestrahlung führte zu keinen zeichnerisch darstellbaren Abweichungen von den Kontrolltieren. In den beiden letzten Fällen traten die Augen ebenfalls zur gleichen Zeit mit denen der Kontrolltiere auf. Rüsselöffnungen wurden in 100% der Versuchstiere und 100% der Kontrollen gebildet.

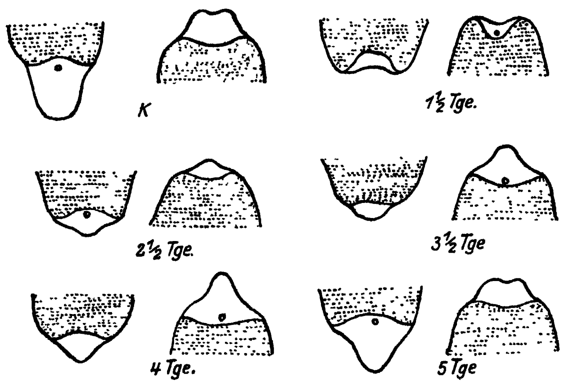


Abb. 10. *Polycelis nigra.* Größen der Regenerationskegel von 2 Stunden bestrahlten Kopf- und Schwanzstücken am 7. Tag nach der Operation. Zwischen Operation und Bestrahlung liegt eine Zeit von 1½—5 Tagen. *K* Kontrolltier, ebenfalls 7 Tage nach Operation. Die Zahlen geben die Zeit zwischen Operation und Bestrahlung an.

Ergebnis: Der Regenerationskegel wird mit wachsendem Alter unempfindlicher gegen die Wirkung von Strahlungsdosen, die auf die beginnende Regeneration (auf den jungen Regenerationskegel) starke Hemmung zur Folge haben. Es unterbleibt die Verwachsung der Schnittränder und die Deformation, es erfolgt bei genügend großem Alter des Regenerationskegels vollkommene Regeneration.

Reihe 10 (s. Tabelle 10).

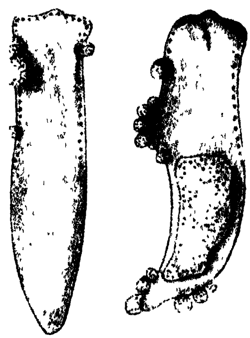
Versuchsanordnung: Versuchstiere *Polycelis nigra.* 15 Stunden bis herab zu 3 Stunden bestrahlt, 10 Tage nach der Bestrahlung in Kopf- und Schwanzstück zerschnitten. Kontrolltiere zu gleicher Zeit durchschnitten. Zahl der Tiere in jedem Versuch drei und drei Kontrolltiere. Futter in Form von Regenwurmfleisch bei der einen Hälfte der Versuche. Versuchstiere 11—16 Tage beobachtet.

Frage des Abklingens der Strahlenwirkung: In keinem Fall kam es zu einer Regeneration. 1—2 Tage nach Operation traten Verwachsung und Deformation ein. Die Deformation griff rasch um

Tabelle 10. *Polycelis nigra.* 10 Tage nach Bestrahlung operiert.

Bestrahlungsdauer	Futter (Tage)	Verwachsung der Schnittränder nach Tagen	Starke Deformation nach Tagen	Unregelmäßigkeiten	Beobachtungszeit nach Tagen
3 Std.	10	12—13	15—16	—	16
6 »	10	12—13	14—15	—	16
15 »	10	11—12	13	—	16
3 »	—	12—13	14—15	Degeneration der Oberfläche an zwei Tieren	15
6 »	—	11—12	13—14	—	14
13 »	—	8—9	10	Deformation beginnt vor Operation	11

sich. In einem Fall trat die Deformation bereits vor der Operation auf. In ihrem äußeren Verhalten wiesen gefütterte und hungernde Tiere keinerlei Unterschiede auf. Bei einer Dosis von 3 Stunden zeigten sich an einem Tier, 2 Tage nach Bestrahlung, helle, bläschenförmige Gewebskomplexe auf der Haut, die sich rasch vermehrten und sich zu größeren Feldern zusammenschlossen (s. Abb. 11). Nach 8 Tagen war das Tier davon vollständig ergriffen, lebte aber noch 7 Tage in diesem Zustand.



2 Tge. 8 Tge.

Abb. 11. *Polycelis nigra.* Ganze Tiere 3 Stunden bestrahlt, am 2. bzw. 8. Tag nach Bestrahlung. Von dorsal gesehen. Fortschreiten der Degenerationserscheinungen

Ergebnis: Die Strahlenwirkung ist nach 10 Tagen noch nicht abgeklungen und hindert die Regeneration vollkommen. Es können abnorme Degenerationserscheinungen an der Oberfläche auftreten, die sich über das ganze Tier ausbreiten. Der Ernährungszustand ist ohne Einfluß.

Reihe 11 (s. Tabelle 11).

Versuchsanordnung: Versuchstiere *Polycelis nigra* und *Planaria lugubris.* 15 Stunden bis herab zu 5 Minuten bestrahlt. Eine Operation erfolgte nicht. Zahl der Tiere in jedem Versuch drei bzw. zwei und ein Kontrolltier. Futter in Form von Regenwurmfleisch bei der einen Hälfte der Versuche. Versuchstiere 6—27 Tage beobachtet.

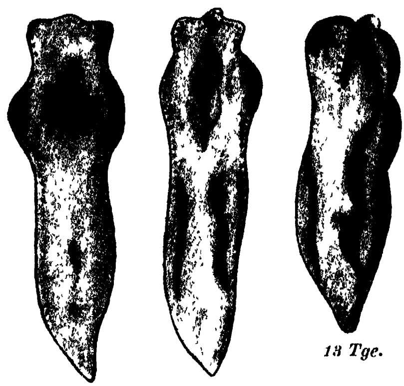
Das Verhalten ganzer Tiere: Ein Unterschied zwischen gefütterten und hungernden Tieren trat nicht zutage, extreme Verhältnisse lagen allerdings nicht vor. Bei einer Bestrahlung von 5—10 Minuten

Tabelle 11. *Polycelis nigra.* Ganze Tiere.

Bestrahlungsdauer	Futter (Tage)	Verwachsung der Schnittränder nach Tagen	Starke Deformation nach Tagen	Unregelmäßigkeiten	Beobachtungszeit nach Tagen
15 Min.	14	12—13	—	—	14
2 Std.	14	10—11	12—13	Auftreibung bzw. Degeneration d. Oberfläche	6
4 »	3	3	6	Gewebeabstoßung nach 3 Tagen	6
4 »	11	10—11	12—13	—	13
6 »	9	8—9	9—12	Auftreibung	13
11 »	11	11—12	13	»	13
13 »	9	9—10	9	»	13
14 »	10	9—10	11—13	—	13
15 »	9	9	13—14	—	14
5 Min.	—	—	-	—	16
10 »	—	—	—	—	18
15 »	—	11—12	14	Auftreibung	14
30 »	—	12—13	14—15	—	15
$2^1/_2$ Std.	—	8—9	12—13	Gewebeabstoßung nach 3 Tagen	13
4 »	—	10—11	12—13	Auftreibung	15
8 »	—	9—10	11—14	—	14
13 »	—	13—14	—	—	14
$14^1/_2$ »	—	10—11	12—13	Auftreibung	14
Planaria lugubris. Ganze Tiere.					
2 Std.	27	—	—	Vorübergehende Deformation	27
14 »	10	8—9	12	—	13
3 »	—	—	—	Degeneration d. Oberfläche und Abstoßung nach 3 Tagen	12
13 »	—	9—10	12	Abstoßung	12

Dauer waren äußerlich auch nach 14—16 Tagen keine Veränderungen mit Sicherheit festzustellen, die auf eine Schädigung hinwiesen. Bei Bestrahlung von 15 Minuten beginnende Deformation, die aber nicht fortschritt. Höhere Dosen bewirkten dieselben starken Deformationen wie an regenerierenden Stücken. Die Stärke der Deformationen blieb sich annähernd gleich, eine längere oder kürzere Bestrahlungszeit machte weniger aus. Vielfach begannen sie mit Einrunzelungen des Kopfes und schritten dann über das ganze Tier fort; auch starke Anschwellung

einzelner Körperteile ließ sich häufig feststellen (s. Abb. 12). In einigen Fällen (s. Tabelle) erfolgte nach 2—3 Tagen eine spontane Abstoßung von Körperstücken. Die Stücke lebten für sich weiter. Irgendwelche Verletzungen mechanischer Natur, die zu einer Abtrennung hätten führen



11 Tge. 12 Tge.

Abb. 12. *Polycelis nigra.* Ganze Tiere. Aufeinander folgende Degenerationsstadien am 11., 12. und 13 Tag nach Bestrahlung. Dosis 14½ Stunden.

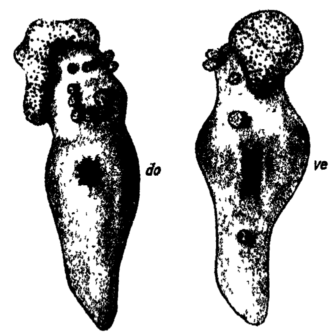
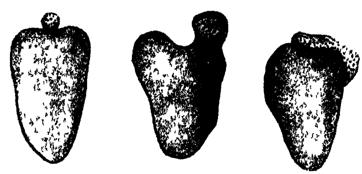


Abb. 13. *Planaria lugubris.* Ganze Tiere. *do* von der Dorsalseite, *ve* von der Ventralseite gesehen, am 3. Tag nach Bestrahlung; Dosis 3 Stunden. Oberfläche stark deformiert.

können, waren nicht vorhanden. Die in Reihe 10 erwähnten Degenerationen an der Oberfläche traten bei manchen Tieren ein, ebenfalls nur nach kleineren Dosen bis zu 3 Stunden. Meist 2—3 Tage nach der Bestrahlung zeigten sich dann die ersten Ansätze dazu. Wenn rasch überhandnehmend, führt die Degeneration den Tod der befallenen Tiere nach weiteren 2—3 Tagen herbei (s. Abb. 13). *Polycelis nigra* und *Planaria lugubris* zeigten dabei keine Unterschiede in ihrem Verhalten. Bei einer *Planaria lugubris* wurde ein weniger angegriffenes Schwanzstück abgestoßen; während das Kopfstück einging, lebte das Schwanzstück zunächst weiter. Innerhalb der nächsten 5 Tage dehnte sich jedoch auch hier die Degeneration stark aus und würde zum Tod geführt haben, wenn nicht Fixierung erfolgt wäre (s. Abb. 14). Es bestätigt sich also für diese Fälle die Angabe Schapers (1904) über den Zerfall bestrahlter Tiere. *Planaria lugubris* zeigte sich auch in dieser Reihe etwas widerstandsfähiger als *Polycelis nigra*, vorübergehende Deformationen konnten wie in Reihe 8 festgestellt werden.



4 Tge. 7 Tge. 9 Tge.

Abb. 14. *Planaria lugubris.* Abgestoßenes Schwanzstück am 4., 7. und 9. Tag nach Bestrahlung; Dosis 3 Stunden. Fortschreitende Degeneration der Oberfläche.

Ergebnis: Radiumstrahlen verursachen an ganzen Tieren dieselben Deformationen wie an Regeneraten, außerdem Abstoßung von Körperstücken. Leichtere Dosen ziehen Degenerationserscheinungen an der Oberfläche nach sich und können tödlich wirken. *Planaria lugubris* ist auch als ganzes Tier unempfindlicher gegen Bestrahlung wie *Polycelis nigra*. Der Ernährungszustand ist ohne Einfluß.

Reihe 12 (s. Tabelle 12).

Versuchsanordnung: Versuchstiere *Polycelis nigra*. 13½ Stunden bis herab zu 15 Minuten bestrahlt, unter Zwischenschaltung eines Aluminiumfilters von 5½ mm Dicke zur Ausschaltung der β- und weicheren γ-Strahlen. Operation erfolgte nicht. Zahl der Tiere in jedem Versuch drei und drei Kontrolltiere. Versuchstiere 13—28 Tage beobachtet.

Tabelle 12. *Polycelis nigra*. Ganze Tiere unter Vorschaltung eines Aluminiumfilters von 5½ mm Dicke bestrahlt.

Bestrahlungsdauer	Unregelmäßigkeiten	Beobachtungszeit nach Tagen
15 Min.	Degeneration der Oberfläche nach 2 Tagen	18
30 »	» » » » 14 »	14
1 Std.	» » » » 4 »	18
1½ »	» » » » 11 »	15
13½ »	—	16

Abschwächung der Strahlenwirkung: In keinem Fall kam es zu Deformationen so schwerer Natur wie bei Bestrahlung ohne Filter. Es traten lediglich in manchen Fällen Degenerationserscheinungen an der Oberfläche auf, wie sie in Reihe 10 und 11 besprochen wurden, ferner kleinere Deformationen, die aber nach einigen Tagen wieder schwanden. Manche Versuche unterschieden sich überhaupt nicht von unbestrahlten Tieren.

Ergebnis: Vorschaltung eines Aluminiumfilters, das nur die härteren γ-Strahlen durchläßt, hat Abschwächung der Strahlenwirkung zur Folge. Stärkere Deformationen fehlen, es zeigen sich die für geringe Strahlungsdosen charakteristischen Degenerationserscheinungen an der Oberfläche und vorübergehende Deformationen.

Reihe 13.

Versuchsanordnung: Versuchstiere *Polycelis nigra* und *Planaria lugubris*. 15 Stunden bis herab zu 3 Stunden bestrahlt, teils sofort nach

Bestrahlung, teils nach 3 Tagen in Kopf- und Schwanzstück zerschnitten. Nach eingetretener Verwachsung der Wundränder, vor Eintritt vollkommener Deformation, abermalige Operation. Versuchstiere bis zu 16 Tagen beobachtet.

Frage der Regenerationshemmung durch den Wundverschluß: LANG (1912) und andere Autoren haben beobachtet, daß bei Verschluß der Wundfläche, sei er nun künstlich oder natürlich, keine Regeneration eintritt, nach Beseitigung dieses Hindernisses jedoch ganz normal erfolgt. Es bestand also immerhin die Möglichkeit, daß der durch das Verwachsen bewirkte Verschluß der Wundränder hindernd auf eine weitere Regeneration wirken könnte. Insbesondere wies das Auftreten von Anschwellungen, die auf innere Wucherungen zu deuten schienen, in diese Richtung. Zur Klärung dieser Frage wurde Reihe 13 angesetzt. Der Erfolg der Operation war in jedem Fall negativ, die Wunden schlossen sich wieder, eine Regeneration setzte nicht ein; die Deformationen griffen ungehindert Platz.

Ergebnis: Die Regeneration ist endgültig gehemmt, wenn es einmal zur Verwachsung der Wundränder gekommen ist. (Dies ist durch die histologische Untersuchung bestätigt worden.)

C. Histologische Untersuchung.

1. Das Verhalten von Tieren, die sofort nach der Bestrahlung operiert wurden. (Reihe 1.)

Untersucht wurden 5 Minuten bis 15 Stunden lang bestrahlte Tiere.

Histologisches Bild während der ersten 16 Stunden nach Ende der Bestrahlung: Bereits 2 Stunden nach Ende der Bestrahlung ergeben sich Verschiedenheiten zwischen Kontroll- und Versuchstieren. Untersucht wurden Schnitte von 3—15 Stunden bestrahlten Tieren. Die Gewebe des Kontrolltieres zeigen keinerlei Besonderheiten. Die Wundfläche ist kontrahiert, in deren Nähe findet man auch Regenerationszellen von spindelförmigem Bau, jedoch nur in geringer Anzahl. Im Parenchymgewebe treten Mitosen auf, sowohl in der Nähe der Wundfläche, wie auch in anderen Körperregionen. Es läßt sich nicht immer mit Sicherheit feststellen, ob die erwähnten Mitosen alle den Regenerationszellen angehören, dies ist nur möglich, wo mehrere Regenerationszellen in Nestern beisammen liegen. Desgleichen findet man Teilungsfiguren in den Hodenzellen. Im Gewebe von bestrahlten Individuen fällt vor allem das Fehlen von Mitosen auf, wenigstens von solchen, die das gewohnte — bei *Polycelis nigra* sehr deutliche — Bild zeigen. In wenigen Fällen fand ich, sowohl im Parenchym als auch in

den Hodenzellen, Zellen mit verklumptem und zerbröckeltem Chromatin. In den Nestern von Regenerationszellen war nichts von Teilungsvorgängen festzustellen.

Dasselbe Aussehen zeigen im wesentlichen Versuch und Kontrolle 12—16 Stunden nach Ende der Bestrahlung. Die Wunde ist bereits provisorisch verschlossen. Ich fand sowohl bei bestrahlten wie unbestrahlten Tieren einesteils Verschluß durch ein sehr dünnes Epithelhäutchen mit spärlichen, langgestreckten Kernen, andererseits auch Verschluß durch abgeschnürtes nekrotisches Gewebe. Beide Fälle sind von STEINMANN (1926) beschrieben. Bei Kontrolltieren sind um diese Zeit die Mitosen viel häufiger geworden, auch findet man mehr Regenerationszellen in der Nähe der Wundfläche, während bei den bestrahlten Tieren sich noch alles auf demselben Stand zu befinden scheint wie nach 2 Stunden.

Ergebnis: Der Wundverschluß erfolgt bei bestrahlten Tieren ebenso wie bei unbestrahlten. Das Parenchym der Versuchstiere unterscheidet sich durch das Fehlen von Zellteilungen von dem der Kontrolltiere.

Histologisches Bild 24 Stunden nach Ende der Bestrahlung: 24 Stunden nach Ende der Bestrahlung werden die Unterschiede augenfälliger und steigern sich mit wachsendem Alter der regenerierenden Stücke mehr und mehr. Bemerkenswert ist vor allem, daß bereits eine Einwirkung von 10—15 Minuten die Unterschiede deutlich hervortreten läßt. Nur bei einer Dosis von 5 Minuten war die Diagnose unsicher. Ich werde jedoch weiter unten zeigen, daß auch schon hier eine Wirkung erreichbar ist. Bei den Kontrolltieren bildet sich allmählich ein Regenerationskegel, aus typischen Regenerationszellen bestehend, deren Kerne mit dem Nucleolus deutlich sichtbar sind. Wo das Gewebe wenig dicht ist, läßt sich der spindelförmige Bau der Einzelzelle gut erkennen. Mitosen kommen überall im Körper vor, im Regenerationskegel nicht häufiger als sonstwo.

Um ein klareres Bild zu gewinnen, seien hier nur die stärker bestrahlten Tiere besprochen (länger als 30 Minuten bestrahlt). Zunächst fällt das Fehlen eines Regenerationskegels auf; die Wunde ist wohl verschlossen, aber eine Ansammlung von Regenerationszellen ist nicht zu finden, nichts, was auf eine beginnende Ergänzung des Verlorengegangenen hinweisen könnte. Des weiteren fehlen normale Zellteilungsbilder, statt dessen aber treten im Bereiche des Parenchyms Mitosen auf, die deutliche Anzeichen einer Schädigung zeigen (s. Abb. 15—17). Es finden sich keine kompakten Chromosomen mehr, lediglich größere oder kleinere Chromatinbrocken und -körnchen (s. Abb. 15). Die Zug-

fasern scheinen normal zu sein, die Polwanderung des Chromatins scheint dagegen in vielen Fällen ganz oder teilweise gehemmt zu sein (s. Abb. 16). Daneben finden sich Zellen, die bedeutend größer sind als gewöhnliche Parenchym- oder Regenerationszellen, und die mit unregelmäßig verteilten Chromatinfragmenten erfüllt sind — vielleicht Riesenzellen, wie sie nach Einwirkung von Radiumstrahlen auftreten können (s. Abb. 17). Ferner kommen Zellen vor, die vielleicht vor kurzer Zeit eine abnorme Teilung durchgemacht haben; die Chromatinbrocken liegen an einer Seite der Zelle angehäuft und beginnen zu verklumpen, das Plasma sieht etwas fleckig aus (s. Abb. 18). Die eben beschriebenen Abnormitäten treten nur an Zellen im Bereich des Parenchyms auf, sämtliche anderen Organe zeigen das normale Bild wie die Kontrolltiere.



Abb. 15.



Abb. 16

Abb 15. *Polycelis nigra*. Parenchymzelle eines 2 Stunden lang bestrahlten Schwanzstückes, 24 Stunden nach Bestrahlung fixiert. Zahlreiche Chromatinkörner an Stelle kompakter Chromosomen. (Zeiss, Homog. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 8.)

Abb. 16. *Polycelis nigra*. Parenchymzelle eines $8^{1}/_{2}$ Stunden lang bestrahlten Schwanzstückes, 24 Stunden nach Bestrahlung fixiert. Chromosomen teils zerfallen, teils an der Polwanderung gehindert. (Zeiss, Homog. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 8.)

Ergebnis: Die Versuchstiere beginnen nicht mit der Bildung eines Regenerationskegels und weisen abnorme Zellteilungsbilder auf. Die Abnormitäten finden sich nur im Bereich des Parenchyms, die übrigen Organe sind normal.

Histologisches Bild 2 Tage nach Ende der Bestrahlung: Sehr deutlich werden die Unterschiede zwischen Versuch und Kontrolle 2 Tage nach Ende der Bestrahlung, auch bei kürzer bestrahlten Tieren. Wie die Abb. 19 und 20 zeigen, ist bei den Kontrollen nunmehr ein typischer Regenerationskegel an der Wundfläche ausgebildet, der Ansatz zum Ersatz des verlorengegangenen Rüssels ist ebenfalls gemacht. Die Anhäufungen von Regenerationsgewebe an den betreffenden Stellen treten schon auf



Abb. 17

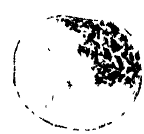


Abb. 18

Abb. 17. *Polycelis nigra*. Abnorm große Zelle aus dem Parenchym desselben Tieres wie in Abb. 16 mit zahlreichen Chromatinbrocken und -körnern. (Zeiss, Homog. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 8.)

Abb. 18. *Polycelis nigra*. Parenchymzelle eines 2 Stunden lang bestrahlten Tieres, 24 Stunden nach Bestrahlung fixiert. Chromatinfragmente an einer Seite der Zelle angehäuft, Beginn der Verklumpung. (Zeiss, Homog. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 8.)

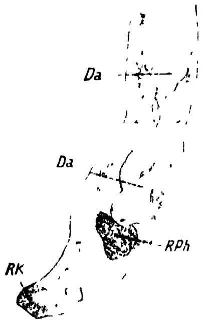


Abb 19.



Abb 20.

Abb 19. *Polycelis nigra* Regenerierendes Kopfstück eines Kontrolltieres, 2 Tage nach Operation fixiert. Regenerationskegel am Hinterende, außerdem starke Anhäufung von Regenerationszellen um das Darmende zwecks Regeneration des Pharynx. (WINKEL, Obj 1, Oc 3)

Abb 20. *Polycelis nigra.* Darmstück desselben Kopfstückes wie in Abb. 19, mit Regenerationsmaterial für den neuen Pharynx, bei starker Vergrößerung (WINKEL, Obj. 5, Complanat 2.)

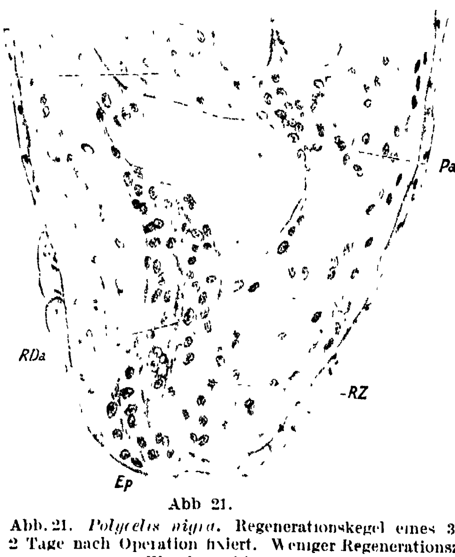


Abb 21.



Abb. 22.

Abb. 21. *Polycelis nigra.* Regenerationskegel eines 30 Minuten lang bestrahlten Kopfstückes, 2 Tage nach Operation fixiert. Weniger Regenerationszellen sichtbar als in unbestrahlten Tieren Wundverschluß durchgeführt. (WINKEL, Obj. 5, Complanat 2)

Abb. 22. *Polycelis nigra* Regenerationskegel eines 30 Minuten lang bestrahlten Schwanzstückes, 2 Tage nach Operation fixiert. Weniger Regenerationszellen sichtbar als in unbestrahlten Tieren. Wundverschluß durchgeführt. (WINKEL, Obj. 5, Complanat 2)

Übersichtsbildern mit ganz schwacher Vergrößerung auffallend hervor (s. Abb. 19). Im Gegensatz hiezu fehlt bei Tieren, die einer stärkeren Dosis als 30 Minuten ausgesetzt worden waren, jegliche derartige Ansammlung von Regenerationsmaterial. Bei einer Dosis von 30 Minuten und weniger dagegen lassen sich Ansätze zur Bildung eines Regenerationskegels feststellen, jedoch ist die Masse des angesammelten Materials viel kleiner und viel weniger dicht (s. Abb. 21 und 22).

Geht man den Gründen für diese Verschiedenheiten nach, so ergibt sich folgendes: 1. In den hoher als 30 Minuten bestrahlten Objekten finden sich keine normalen oder abnormen Teilungsbilder, das Chromatin liegt inaktiv in den Zellen und scheint zu verklumpen. Meist läßt sich noch eine fädige oder körnige Struktur erkennen; Plasma etwas fleckig, nicht mehr homogen wie in den früheren Stadien. Diese abnormen Zellen finden sich relativ häufig im Parenchym und scheinen mit dem Stützgewebe in keinem Zusammenhang zu stehen (s. Abb. 23). 2. Tiere mit einer Dosis von 10—15 Minuten zeigen Mitosen ungefähr ebenso häufig als Kontrollen, jedoch sind nicht alle Teilungen normal. Es treten neben ganz normalen auch Teilungen auf, wie sie für starke Dosen oben beschrieben wurden, sowie Verklumpungen. Überwiegen bei 10 Minuten Bestrahlung noch die normalen Mitosen, so treten sie bei 15 Minuten nicht häufiger auf als abnorme, und bei 30 Minuten überwiegen bereits die abnormen. Nach einer Dosis von 30 Minuten ist auch die Zahl der Mitosen geringer als bei den Kontrolltieren.



Abb 23. *Polycelis nigra.* Zellen aus dem Parenchym eines 6 Stunden lang bestrahlten Schwanzstuckes, 2 Tage nach Bestrahlung fixiert. Chromatin teils fädig, teils kornig. Beginn der Degeneration (ZEISS, Homog. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 8.)

Ergebnis: Kontrolltiere mit Regenerationskegel. Bestrahlungszeiten über 30 Minuten verhindern Zellteilungen überhaupt, Regenerationskegel werden nicht gebildet. Dosen bis zu 30 Minuten haben zum Teil abnorme Zellteilungen zur Folge, hindern aber normale Mitosen nicht völlig. Die Zahl der normalen Mitosen nimmt mit steigender Dosis ab, ebenso deren Zahl überhaupt.

Frage der Dedifferenzierung: Am 3. Tag nach Ende der Bestrahlung schreitet die Degeneration der geschädigten Zellen weiter fort; außerdem kommt jetzt eine weitere Komplikation der Regenerationsvorgänge hinzu, die von Wichtigkeit ist.

Wie aus den Arbeiten von LANG (1912), BARTSCH (1923), STEINMANN (1908, 1925 und 1926) hervorgeht, reicht die im Korper vorhandene Zahl von Regenerationszellen nicht fur eine Durchfuhrung der vollständigen Regenera-

tion aus. Es wird daher weiteres bildungsfähiges Zellmaterial zum Ausbau des Regenerats benötigt. Dieses wird durch eine »Dedifferenzierung« von gewissen Geweben erhalten. BARTSCH (1923) drückt das Wesen dieses Vorganges folgendermaßen aus: »Soll das Material der Organe des Körpers aber für die Regeneration verwandt werden, so werden ihre Zellen zunächst auf die Form der ‚Regenerationszellen' zurückgebracht, um dann als solche in ihrer Omnipotenz zum Aufbau derjenigen Körperteile verwandt zu werden, die ganz oder teilweise verlorengegangen sind.« In erster Linie kommt das Parenchym als Quelle von neuen Regenerationszellen in Betracht. In ihm erhalten Zellen eine intensivere Farbbarkeit des Kerns und des Plasmas, gleichzeitig beginnt sich das Plasma aus dem Verband der Stützsubstanz loszulösen und zieht vorhandene Fortsätze ein. Die Zellen können so ohne weiteres zu Regenerationszellen werden, meist wird jedoch auf diesem Stadium eine Mitose eingeschoben, so daß zwei Regenerationszellen entstehen (LANG 1912). Ich konnte diesen Befund an meinem Material bestätigen. In zweiter Linie tragen die Drüsenzellen zur Vermehrung der Regenerationszellen bei, ferner die Dotterstöcke und die Gonaden. Es ist zu beachten, daß die älteren, ausdifferenzierten Elemente der Drüsenzellen, Dotterstöcke und der Gonaden die Rückbildung in den embryonalen Zustand nicht mitmachen können, wegen zu großer Spezialisierung, und daher der Degeneration anheimfallen. Näheres besonders in den Arbeiten von STEINMANN (1908, 1925 und 1926), der auch die entsprechenden Abbildungen dazu gibt. Ich kann ebenfalls seine Angaben in vollem Umfange bestätigen, so daß sich eine gesonderte Darstellung erübrigt.

Ich habe an meinen Kontrolltieren die im vorstehenden nach LANG, BARTSCH und STEINMANN beschriebenen Erscheinungen beobachten können. Parenchymzellen, Drüsenzellen, Dotterstöcke und die Stromazellen der Gonaden machen der Reihe nach die Umbildung in Regenerationszellen durch. Die Umwandlung in die zweispindeligen Regenerationszellen läßt sich gut verfolgen, insbesondere treten die Kerne mit ihrem Nucleolus deutlich hervor. Daneben fand ich häufig Mitosen, die den in Umbildung begriffenen Zellen anzugehören schienen (als Endphase der Dedifferenzierung).

Das Bild der Versuche zeigte noch normale und abnorme Mitosen nach Dosen von 10—30 Minuten. Außerdem finden sich zahlreiche Zellen in Dedifferenzierung, genau wie bei den Kontrollen. Allem Anschein nach verläuft die Umbildung ganz ungestört. Bei stärker bestrahlten Stücken finden sich keine Zellteilungen mehr, Zellen in Dedifferenzierung lassen sich noch feststellen. Weiter jedoch findet man Zellen, deren Plasma ziemlich stark eosinophil ist, und deren Kern deformiert und in Zerfall begriffen ist. Das Aussehen dieser Gebilde weicht von den in Umbildung begriffenen Zellen deutlich ab. Zu erwähnen ist noch, daß sie meist nicht einzeln, sondern immer zu mehreren zusammen vorkommen, und zwar im Parenchym; mit dem Fibrillengewebe des Parenchyms stehen sie nicht in Verbindung. Das Parenchym zeigt weniger Zellkerne als das der Kontrolltiere, das Reticulum tritt besser hervor.

Ergebnis: Umbildungsvorgänge (Metaplasie) treten an bestrahlten wie unbestrahlten Tieren auf; sie scheinen, solange nicht Mitosen dabei in Frage kommen, nicht von der Bestrahlung beeinträchtigt zu werden. Bei höheren Dosen kommt 3 Tage nach Bestrahlung Zelldegeneration im Parenchym vor.

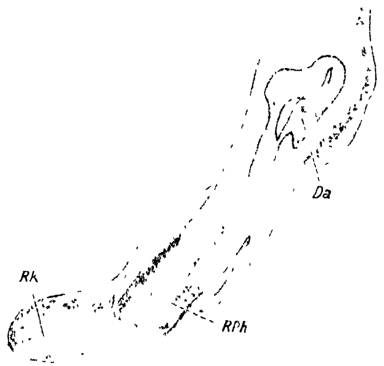


Abb. 24. *Polycelis nigra.* Regenerierendes Kopfstück eines Kontrolltieres 4 Tage nach Operation fixiert. Pharynx neu gebildet, großer Regenerationskegel. (WINKEL, Obj. 1. Oc 3.)

Zelldegeneration und Regenerationshemmung: In den folgenden Tagen (4. und 5. Tag nach Operation) nehmen bei den stärker bestrahlten Tieren die Degenerationserscheinungen im Gewebe stark zu. In den Kontrollen (s. Abb. 24 und 25) ist nach 4 Tagen ein Rüssel ergänzt, und der Regenerationskegel beginnt sich auszudifferenzieren, noch ist das Regenerationsgewebe aber gut von dem alten Gewebe zu unterscheiden. Konnte man bis jetzt Stücke, die bis zu 30 Minuten bestrahlt worden waren, noch zu den Versuchen stellen, die sich relativ wenig in bezug auf die Menge ihres Regenerationsgewebes von den Kontrollen unterschieden, so beginnen sich nun starke Abweichungen zu zeigen. Dazu kommt noch der Allgemeinzustand ihres übrigen Körpergewebes. Es setzen jetzt Veränderungen ein, die das betreffende Stück daran hindern, weiterhin seine Regeneration durchzuführen; immerhin läßt sich auch bei höheren Bestrahlungszeiten feststellen, daß gewisse Ansätze immer gemacht werden, auch wenn der Enderfolg der Regeneration ausbleiben muß. Abb. 26 zeigt ein Tier, das 30 Minuten lang

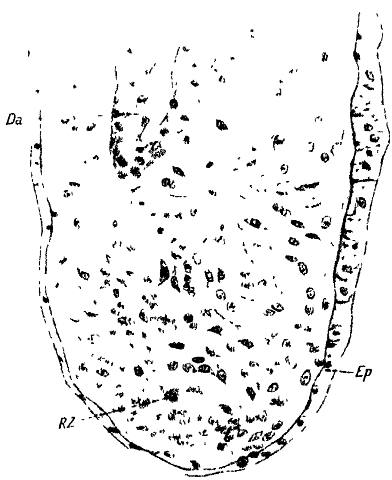


Abb. 25. *Polycelis nigra.* Regenerationskegel desselben Tieres wie in Abb. 24 bei starker Vergrößerung. Regenerationskegel bereits mit ausgebildeten Fibrillen. (WINKEL, Obj. 5, Complanat 2.)

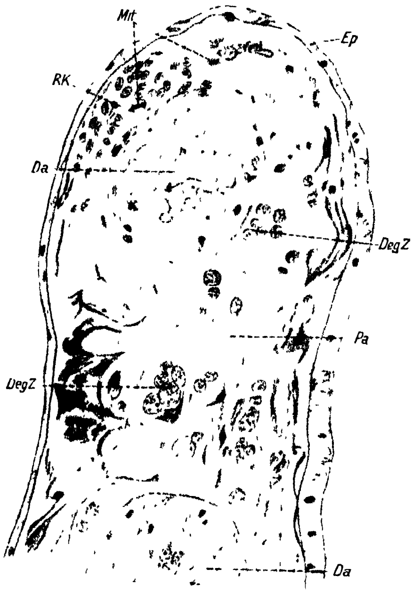


Abb. 26. *Polycelis nigra.* Regenerierendes Schwanzstück, 30 Minuten bestrahlt, 5 Tage nach Operation fixiert. Sehr kleiner Regenerationskegel mit normalen Mitosen. Im Parenchym Gruppen von degenerierten Zellen. (WINKEL, Obj. 5, Complanat 2.)

bestrahlt worden war, am 5. Tag nach Regenerationsbeginn. Der Regenerationskegel ist nur schwach entwickelt, immerhin kommen noch einzelne normale Mitosen in ihm vor. Der Darm ist bei Versuch und Kontrolle um diese Zeit vacuolisiert und bietet keine Besonderheiten. Im Parenchym, das weiter weg liegt vom Regenerationskegel, finden sich Gruppen von degenerierenden Zellen, normale Mitosen nur ganz vereinzelt. Das nähere Aussehen zeigt Abb. 27. Wie ersichtlich, fallen die degenerierenden Zellen stark aus dem Rahmen des

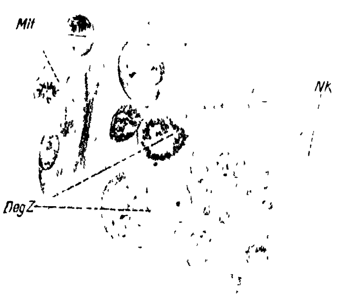


Abb. 27



Abb. 28

Abb. 27. *Polycelis nigra.* Parenchym desselben Tieres wie in Abb. 26, stark vergrößert. Zellen auf verschiedenen Stadien der Degeneration, daneben vereinzelt normale Mitosen und normale Parenchymkerne. (ZEISS, Homog. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 6.)

Abb. 28. *Polycelis nigra.* Hinterende eines 1 Stunde lang bestrahlten Kopfstückes, 5 Tage nach Operation fixiert. Wundverschluß durchgeführt, eigentlicher Regenerationskegel ist auf wenige Regenerationszellen beschränkt. (WINKEL, Obj. 5, Complanat 2.)

normalen Gewebes heraus, was Anordnung des Chromatins und Aussehen des Plasmas anlangt. Letzteres sieht fleckig aus, nimmt eine etwas schmutzige Färbung an und wird mehr und mehr eosinophil. Das Chromatin läßt meist noch eine körnige Struktur erkennen, jedoch setzt bereits Verklumpung ein. Die folgende Abb. 28 zeigt das Hinterende eines Kopfstückes, Dosis 1 Stunde. Die Ergänzung des Darms und die eigentliche Regeneration beschrankt sich lediglich auf Bildung eines Abschlusses.

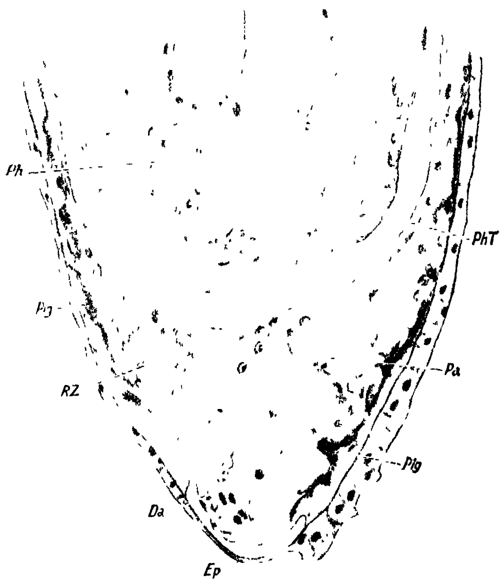


Abb. 29

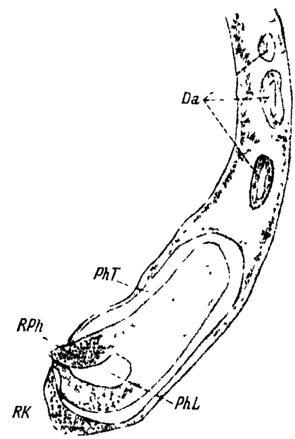


Abb. 30.

Abb 29. *Polycelis nigra* Hinterende eines 2 Stunden lang bestrahlten Kopfstuckes, 7 Tage nach Operation fixiert. Die Lage des Pigments laßt die ungefahre Schnittführung bei der Operation erkennen. Wundverschluß durchgeführt, unter dem dunnen Epithel ein angeschnittenes Darmstuck, schimmert hell nach außen durch, da an dieser Stelle kein Pigment vorhanden (Vortauschung eines Regenerationskegels) Daruber noch einige Regenerationszellen im Parenchym. (WINKEL, Obj 5, Complanat 2.)

Abb. 30. *Polycelis nigra.* Normale Rüsselregeneration bei einem Kontrolltier. 6 Tage nach Operation fixiert. Außerdem Regenerationskegel am Hinterende. (WINKEL, Obj 1, Oc. 3.)

Im Schnitt sind nicht mehr als etwa ein Dutzend Regenerationszellen zu finden, eine im Verhältnis sehr geringe Zahl. Die Degeneration der Parenchymzellen ist bei stärkeren Dosen noch weiter vorgeschritten als in Abb. 27, das Chromatin bildet klumpige Massen, Einzelstruktur ist schwer festzustellen.

In den folgenden Tagen schreitet die Degeneration voran, das Chromatin wird immer weniger charakteristisch, das Plasma immer mißfarbener, es finden sich zerfallene Zellen im Parenchym. Bei vielen

Versuchen macht das Parenchym einen ausgesprochen leeren und löcherigen Eindruck. Man hat nur noch ein Maschenwerk mit sehr wenigen, kleinen Kernen vor sich, in das die anderen Organe eingebettet sind. Im Darm scheint das vacuolisierte Gewebe abgestoßen zu werden, wie STEINMANN dies beschreibt; es finden sich Plasmastücke der ver-



Abb. 31.

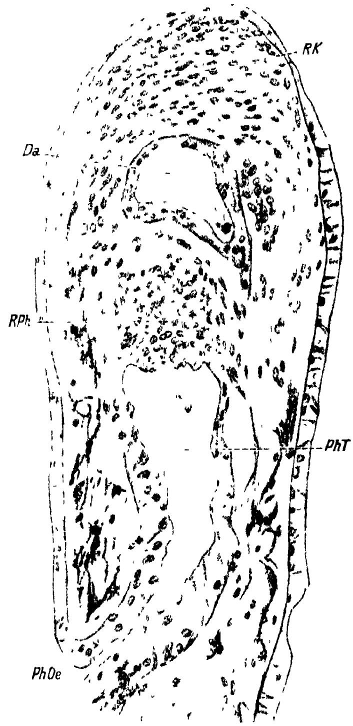


Abb. 32

Abb. 31. *Polycelis nigra.* Rüsselregeneration und Regenerationskegel desselben Tieres wie in Abb. 30, bei starker Vergrößerung. Beginnende Differenzierung, Regenerationszellen noch deutlich zu unterscheiden. (WINKEL, Obj. 5, Complanat 2.)

Abb. 32. *Polycelis nigra.* Schwanzstück eines Kontrolltieres mit Regenerationskegel am Vorderende und Anlage eines neuen Pharynx am Ende der Rüsseltasche. 6 Tage nach Bestrahlung fixiert. Neubildung des Rüssels nicht so weit vorgeschritten wie in den Kopfstücken. (WINKEL, Obj. 5, Complanat 2.)

schiedensten Größe und Form im Darmlumen von Versuch und Kontrolle. In manchen Versuchen fand ich das notdürftig zum Verschluß gebrachte Darmende dicht unter dem dünnen Epithelhäutchen, so daß äußerlich der Eindruck einer Rüsselregeneration hervorgerufen werden kann (s. Abb. 29). Im Gegensatz hiezu zeigen Abb. 30, 31 und 32 die normale Regeneration des Rüssels und die Bildung der zugehörigen

Öffnung bei einem gleichalten Kontrolltier. Die Narbenbildung an Stücken, die nicht regenerieren konnten, zeigt Abb. 33. An der Lage des Pigments sieht man die ungefähre Schnittführung bei der Operation.

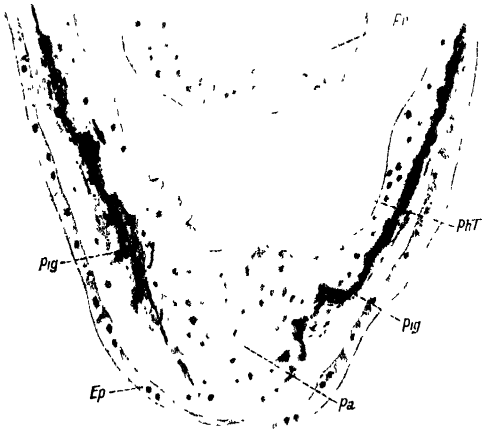


Abb. 33. *Polycelis nigra.* Hinterende eines 6 Stunden lang bestrahlten Kopfstückes, 6 Tage nach Operation fixiert. Kein Regenerationskegel, Narbenbildung durch Vereinigung der Wundränder. (WINKEL Obj. 5, Complanat 2.)

Weiter als 7 Tage nach Regenerationsbeginn habe ich das histologische Bild dieser Versuchsreihe nicht verfolgt. Auf die oben erwähnten Verwachsungen und Deformationen werde ich gesondert zurückkommen.

Ergebnis: Vom 4.—5. Tag nach Bestrahlung und Operation nimmt die Zelldegeneration stark zu. Die Regeneration beschränkt sich auf Abschluß- und Narbenbildungen.

2. Das Verhalten von Tieren, die 1—3 Tage nach der Bestrahlung operiert wurden. (Reihen 2—8.)

Gegenüber der eben beschriebenen 1. Versuchsreihe hatte sich bei den Experimenten eine starke Hemmung der Regeneration bereits bei Dosen von 10—15 Minuten herausgestellt; ganz allgemein hatte sich schon äußerlich das Frühereintreten der Schädigungen gezeigt. Untersucht wurden Schnitte von stark bestrahlten Tieren (6 Stunden), die 2 Tage nach Ende der Bestrahlung operiert und nach weiteren 24 Stunden fixiert worden waren (also 3 Tage nach Bestrahlung, 1 Tag nach Operation). Als Befund stellte sich das Fehlen von Mitosen heraus. Ich fand Nester von Regenerationszellen, aber diese waren vollkommen inaktiv; sonst machten sie einen völlig normalen Eindruck, nur die

Kernfärbung schien nicht so tief zu sein wie sonst bei Regenerationszellen. Im Parenchym lagen weiter abgerundete Zellen mit degenerierenden Kernen, wie ich sie bereits oben beschrieben habe. Das Schwanzstück sah angegriffener aus als das Kopfstück. Während letzteres meist unregelmäßige Kernumrisse in den betreffenden Zellen zeigte, war in ersteren die Degeneration schon bis zur Verklumpung des Chromatins fortgeschritten. In den Eiern des Ovars fingen die in Conjugation befindlichen Chromosomen an, sich in Einzelbrocken zu zerlegen, immerhin war aber die Anordnung der Chromatinfaden noch gut zu erkennen.

Demnach ergibt sich eine weit größere Schädigung 1 Tag nach Regenerationsbeginn als in der Reihe 1. Der weitere Verlauf der Degeneration ist derselbe wie in Reihe 1 an stark bestrahlten Tieren.

Nun zu den Versuchen mit kleiner Dosis (5—15 Minuten). Von ihnen habe ich die Endstadien untersucht, die nach dem Eintreten der ersten Verwachsungen fixiert worden waren — die Tiere verharrten ja längere Zeit in diesem Zustand. Alter 13—19 Tage nach Bestrahlung. Lediglich bei einer Dosis von 5 Minuten war ein gut ausgebildeter Regenerationskegel vorhanden, wenn er auch kleiner war als an Kontrolltieren. Ein neuer Rüssel war ebenfalls ausgebildet worden, desgleichen einige Augen (letztere verspätet gegenüber den Kontrollen, wie aus Tabelle 2 ersichtlich). Mitosen waren reichlich vorhanden, jedoch auch abnorme, wie sie fur die ersten Tage oben beschrieben wurden. Eine Dosis von 10—15 Minuten hat eine vollkommene Hemmung der Regeneration zur Folge. Der Regenerationskegel ist in allen Fällen nur sehr klein. Es finden sich weiter normale und abnorme Mitosen, daneben vereinzelt Nester mit inaktiven Regenerationszellen. Ich habe beim Durchsehen der Schnitte den Eindruck gehabt, als schienen die Regenerationszellen in ihrer Tätigkeit gehemmt zu sein und dadurch verhindert, an das Körperende zur Bildung eines Regenerationskegels vorzudringen. Einige ältere Versuche zeigten auch schon ein löcheriges, leeres Parenchym, wie ich es bereits bei der Besprechung der Reihe 1 erwähnt habe. Allem Anschein nach sind die normal verlaufenden Zellteilungen nicht zahlreich genug, die Bildung eines Regenerationskegels während der Beobachtungszeit (bis zu 19 Tagen) zu bewirken.

Bei einem dieser Versuche habe ich auch, wie oben S. 277 erwähnt, die vernarbten Teilstücke nochmals operiert, um zu sehen, ob die Regeneration vielleicht durch die Narbenbildung verhindert würde. Der Erfolg war, wie gesagt, negativ; die Stücke vernarbten aufs neue, obwohl im Inneren noch Mitosen vorhanden waren. Lediglich in der Nähe der Wundfläche wurden einige Regenerationszellen beobachtet.

Ergebnis: Operation 1–3 Tage nach Ende der Bestrahlung hat stärkere Schädigungen des Gewebes zur Folge, als direkt nach Bestrahlung. Bei starken Dosen fehlen Zellteilungen schon 1 Tag nach Regenerationsbeginn, auch die Degeneration hat bereits eingesetzt. In schwach bestrahlten Tieren erhalten sich normale und abnorme Mitosen sehr lange, daneben läuft die Zelldegeneration her.

3. Verwachsungen und Deformationen an bestrahlten Tieren.

Bei Teilstücken, die eine Regeneration wegen Schädigung ihres Zellmaterials nicht durchführen können, tritt eine Narbenbildung an der Wundfläche ein; dies wurde bereits besprochen. Ist noch ein Rüssel vorhanden in dem betreffenden Stück, oder ist er so weit regeneriert worden, als dies für seine Funktion notwendig, so kann sich eine Öffnung nach außen bilden. Es kann auch vorkommen, daß der Darm Teile seines Gewebes durch eine Öffnung, die wahrscheinlich durch Zerreißen des dünnen Gewebes der Wundfläche entsteht, ausstößt. In beiden Fällen sind die so entstandenen Öffnungen nicht lange funktionsfähig, sie werden meist in die Narbenbildung mit einbezogen. Betrachtet man die Schnitte von Teilstucken, die äußerlich stark deformiert erscheinen, so macht das Parenchym einen leeren Eindruck, erhalten sind nur noch die Fibrillen und sparliche Kerne. Dazwischen klaffen mehr oder weniger große Löcher. Muskelgewebe läßt sich ebenfalls noch nachweisen. Daß es funktionsfähig ist, ließ sich bei der Reizung der Teilstücke seinerzeit feststellen, es erfolgten Kontraktionen. Wo bei den Deformationen das Körperepithel aufeinander zu liegen kommt, macht es einen degenerierten Eindruck; an manchen Stellen lassen sich beide Epithelien überhaupt nicht voneinander trennen. Es scheint, daß die Muskulatur an den Stellen der Einrollungen nicht mehr fähig ist, diese aufzuheben.

Die übrigen Gestaltsdeformationen können verschiedene Ursachen haben. An Stellen, die nicht in nächster Nahe der Wundfläche liegen — dasselbe gilt für die Deformationen und Auftreibungen an ganzen Tieren —, findet man ein Gewirr von degenerierten Zellen, Fibrillen, Resten von zerstörten Zellen. Das Ganze sieht aus wie aufgequollen und dürfte der Radiumkrankheit bei Kaulquappen entsprechen (O. und G. Hertwig). In der Nähe der Wundfläche kann man aber eine andere Erscheinung beobachten, die mit der besonderen Art und Weise der Ernährung des Regenerats zusammenhängen dürfte, und die nur an Regeneranten, nicht aber an ganzen Tieren zu beobachten ist. Bei Tieren im Zustand des »Regenerationshungers« (vgl. Steinmann 1908, 1925 u. 1926; Lang 1912) wird das Darmgewebe vacuolisiert, und schließ-

lich werden die peripheren Teile ins Darmlumen abgestoßen, die basalen Teile bleiben erhalten. STEINMANN kennzeichnet das sich dann ergebende Bild folgendermaßen, was ich auch an Kontroll- und Versuchstieren bestätigen konnte: »In einem gewissen Stadium ist nun das ganze Darmlumen mit hunderten von abgelösten Plasmastücken des Darmepithels erfüllt. Viele enthalten Darmeinschlüsse, eosinophile oder cyanophile Kugeln, zur Seltenheit auch etwa einen Zellkern. Das weitere Schicksal dieser Elemente konnte ich nicht verfolgen. Ich habe nur gesehen, daß die in den Seitendivertikeln losgelösten Teile später in besonders großer Anzahl im Hauptdarm zu finden sind und daß sie sich dann in den dem Regenerationsende benachbarten Darmteilen zusammendrängen, besonders auch in den neu auswachsenden Divertikeln im Regenerat.« Offenbar dienen diese Elemente zur Ernährung des Regenerats, wenigstens verschwinden sie nach einiger Zeit bei normal regenerierenden Stücken. Über den eigentlichen Mechanismus herrscht noch keine Übereinstimmung (STEINMANN 1908, 1925 u. 1926; LANG 1912; BARTSCH 1923), was für mein Problem aber nicht wesentlich ist. Jedenfalls konnte ich an Tieren, die nicht regenerieren konnten, feststellen, daß die Auftreibungen an den Regenerationsenden prall angefüllt waren von einer Masse der soeben beschriebenen Elemente, die zum allergrößten Teil in Zerfall oder Degeneration begriffen waren. An manchen Stücken konnte man auch eine Abschnürung der vor oder hinter den erwähnten Anschwellungen gelegenen Körperpartien feststellen. Daß Abschnürungen in einigen Fällen auch vollständig durchgefuhrt wurden, hat sich bei den Experimenten ergeben. Das Nervensystem befindet sich auch bei den stark geschädigten Stücken in durchaus normalem Zustand, ein auffallender Kontrast zu dem zerstörten Körperparenchym.

Ergebnis: Teilstücke, welche wegen der Wirkung der Bestrahlung nicht regenerieren können, zeigen lokale Degeneration des Körperepithels; ferner totale Degeneration des Parenchyms infolge der Zerstörung der Regenerationszellen bzw. der in Regenerationszellen umgebildeten Zellen. Die äußerlich sichtbaren Deformationen und Auftreibungen haben ihre Ursache in der Anhäufung von degenerierendem Zellmaterial, das entweder von den durch die Bestrahlung zerstörten Zellen herrührt oder von den abgestoßenen Darmstücken, die infolge der Hemmung der Regeneration nicht verbraucht werden können.

4. Das Verhalten ganzer bestrahlter Tiere ohne den Einfluß der Regeneration.

Im allgemeinen unterscheidet sich das Bild ganzer bestrahlter Tiere nicht weiter von dem der Regenerationsstadien, das Gewebe bietet den-

selben Anblick. Die Abb. 34 zeigt das Parenchym eines deformierten und aufgetriebenen Tieres. Eine Auftreibung infolge Anhäufung von abgestoßenem Darmmaterial habe ich nie beobachtet, überhaupt scheint hier keine Abstoßung stattzufinden (auch nicht im Hungerzustand), was verständlich ist, wenn man bedenkt, daß eben die Voraussetzung des »Regenerationshungers« fehlt. Dagegen habe ich häufig eine Auftreibung bemerkt, die ihre Ursache darin hat, daß die Körperpartien, die hauptsächlich mit Parenchym erfüllt waren, zusammenschrumpfen (man denke an die Gewebelücken!). Der Rüsselapparat bleibt jedoch in der ursprünglichen Größe erhalten, ebenso ist sein histologisches Bild durchaus normal. Dadurch wird ein Mißverhältnis in der Zusammensetzung des Körpers bedingt, das zur Folge hat, daß die Rüsselgegend als Auftreibung erscheint. Bei hungernden Kontrolltieren war nichts Derartiges festzustellen, hier erfolgte nur gleichmäßiges Kleinerwerden.



Abb. 34. *Polycelis nigra* Parenchym eines nicht operierten Tieres, das 6 Stunden lang bestrahlt worden war, 13 Tage nach Bestrahlung fixiert. Degenerierte Zellen, bzw. Reste von solchen überwiegen bei weitem. (ZEISS, Homog. Imm. 2mm, Complanat 2.)

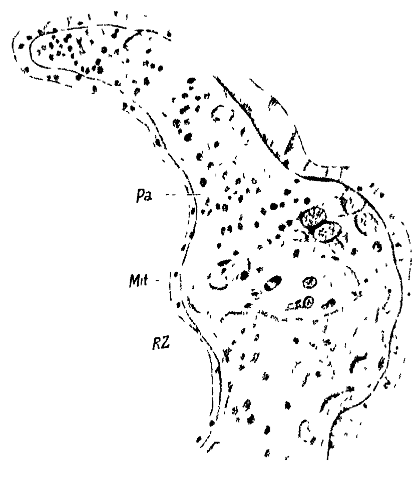


Abb. 35. *Polycelis nigra*. Vorderende eines nicht operierten Tieres, das unter Vorschaltung eines Aluminiumfilters 1 Stunde lang bestrahlt wurde. 18 Tage nach Bestrahlung fixiert. In der Auftreibung eine normale Mitose, daneben normale Kerne von Regenerationszellen. WINKEL, Obj. 5, Complanat 2.)

Interessanter ist es, an ganzen Tieren die unabhängig von Verwachsung und Deformationen erfolgenden Degenerationserscheinungen an der Oberfläche zu verfolgen, die zum Teil zum spontanen Zerfall großer Gewebspartien führen können. In Kontrolltieren, die nicht einer

Operation unterworfen worden sind, findet man keine oder nur sehr seltene Mitosen. Untersucht man Tiere, die an der Oberfläche Degenerationserscheinungen zeigen, so ergibt sich folgendes: Man findet relativ



Abb. 36. *Polycelis nigra.* a Bläschen auf der Körperoberfläche desselben Tieres wie in Abb. 35. Normale Kerne, sowie eine degenerierte Zelle. (Zeiss, Homog. Imm. 2mm, Complanat 2.) b Abnorme Mitose aus demselben Tier. (Zeiss, Homog. Imm. 2mm, Komp.-Oc. 8.)

viel Mitosen, die aber nicht gleichmäßig im Körper verteilt sind, sondern in der Nähe der bläschenförmigen Erhebungen, auf die Körperoberfläche zu, hauptsächlich zu finden sind. Die Mitosen sind zum Teil normal, zum Teil abnorm; es kommt häufig zum Nachschleppen von Chromosomen und zu Verklumpung. Die Abb. 35 zeigt das Vorderende eines Tieres, das unter Vorschaltung eines Aluminiumfilters von $5^1/_2$ mm Dicke 1 Stunde lang bestrahlt wurde und das am 1. Tag die ersten Zeichen von Degeneration zu zeigen begann; fixiert 18 Tage nach Bestrahlung. Das Körperparenchym ist teilweise löcherig, in den Bläschen (s. Abb. 36a) finden sich normale Kerne, die aussehen wie die der Regenerationszellen, daneben aber auch einige degenerierte Zellen. In der Nähe oder noch im Bläschen kommen auch normale oder abnorme Mitosen vor (s. Abb. 36b). Äußerlich war die Degeneration noch nicht sehr weit vorgeschritten und das Tier sah noch gesund aus. Bei Tieren, welche ein starkes Überhandnehmen der Oberflächendegeneration zeigten, überwiegen auch im

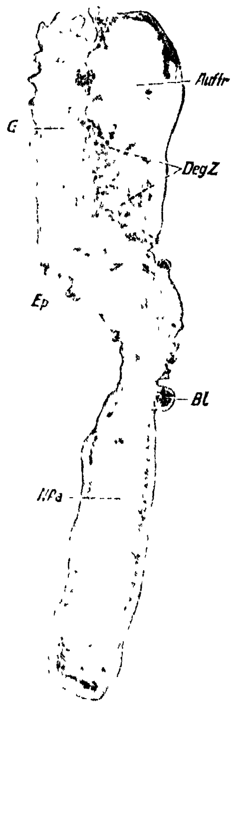


Abb. 37. *Planaria lugubris.* 3 Stunden bestrahlt, 4 Tage nach Operation fixiert. (Dasselbe Tier wie in Abb. 13.) Degenerierte Gewebereste in der großen Auftreibung und den kleineren Bläschen. (Winkel, Obj. 1, Oc. 3.)

Innern degenerative Vorgänge, Zellneubildung konnte ich daneben nicht feststellen. Das Parenchym befindet sich in Zerfall, intakt sind Teile des Darms und des Pharynx. Die blasige Auftreibung ist angefüllt mit zerfallendem Gewebe, das keine ursprüngliche Struktur erkennen läßt, das Epithel ist zum Teil abgehoben. Die Abb. 37 zeigt dies an einer *Planaria lugubris*. Es besteht kein Unterschied zwischen *Planaria lugubris* und *Polycelis nigra* in bezug auf das Aussehen der erwähnten Degenerationen. Ein Einfluß der Ernährung auf das histologische Bild der fraglichen Zellen war nicht festzustellen.

Ergebnis: Ganze Tiere zeigen nach starken Strahlungsdosen dieselben Erscheinungen wie regenerierende Teilstücke, dagegen fehlt eine Auftreibung infolge Anhäufung von Darmmaterial. Bei den Degenerationserscheinungen an der Oberfläche laufen Zellneubildung und Degenerationsvorgänge nebeneinander her, auf späteren Stadien überwiegen letztere.

5. Kurze Bemerkungen über das Verhalten der Geschlechtszellen.

Ich habe im einzelnen die Wirkung der Radiumstrahlen auf die Geschlechtszellen nicht verfolgt; die auftretenden Erscheinungen sind hinlänglich durch Spezialuntersuchungen bekannt. Ich verweise auf die Arbeiten von O. HERT-



Abb 38



Abb 39

Abb 38. *Polycelis nigra* Ovar eines Kontrolltieres Oocyten mit normalen Chromosomen auf dem Stadium der dünnen Chromatinfäden (ZEISS, Homog. Imm 2 mm, Complanat 2.)
Abb. 39 *Polycelis nigra* Ovar eines 10 Stunden lang bestrahlten Tieres, 5 Tage nach Bestrahlung fixiert. Oocyten (gleiches Stadium wie in Abb. 38) in Degeneration. (ZEISS, Homog Imm. 2 mm, Complanat 2.)

WIG (1911), G. HERTWIG (1920) und P. HERTWIG (1927), insbesondere auf das Literaturverzeichnis der letzterwähnten Arbeit. Ich gebe daher meine Beobachtungen nur als Anhang.

Ich konnte feststellen, daß die Wirkung der Bestrahlung an den Geschlechtszellen nicht haltmacht, sondern ebenfalls Degeneration nach sich zieht. Dabei ist es wichtig, die betreffenden Vorgange an ganzen Tieren zu beobachten; die Regeneranten lassen sich nur in den ersten Tagen nach Regenerationsbeginn dazu verwenden, da später auch an unbestrahlten Teilstücken, im Verein mit der Dedifferenzierung, Degenerationsvorgange einsetzen, nämlich an Zellen, die fur eine Ruckbildung in den embryonalen Zustand zu stark spezialisiert sind (Lang 1912, Steinmann 1908, 1925 und 1926). In den bestrahlten Ovarien degenerieren die Oocyten 4–5 Tage nach Bestrahlung, wie ein Vergleich der Abb. 38 und 39 miteinander zeigt. In den Keimzellen der Hoden zeigen sich Chromatinverklumpungen; nach 6–8 Tagen beginnen auch die bis dahin normalen Samenfaden sich spiralig aufzurollen und zu verklumpen. Im großen und ganzen kann man feststellen, daß die Erscheinungen an den ausdifferenzierten Geschlechtszellen langsamer verlaufen als an den Parenchymzellen und auch erst auf stärkere Strahlungsdosen hin eintreten.

D. Allgemeines über die Versuche an Planarien.

1. Literatur.

Über die Wirkung von Radium- und Röntgenstrahlen auf regenerative Vorgange bei Planarien sind bereits einige Arbeiten veroffentlicht, teils alteren Datums, teils neueren. Schaper (1904) untersuchte die Wirkung von Radiumbestrahlung an *Triton*-Larven und nebenbei auch an *Planaria lugubris* und stellte eine Hemmung der Regeneration fest, ferner einen Zerfall der bestrahlten ganzen Tiere oder Teilstucke 11—12 Tage nach Bestrahlung. Es zeigte sich eine Latenzperiode von mehreren Tagen, nach welcher die Wirkung der Bestrahlung erst außerlich sichtbar wurde. Schaper spricht die Vermutung aus, daß die Empfindlichkeit des Regenerats sich auf verschiedenen Phasen seiner Ausbildung andere, stutzt sich hier allerdings nur auf Beobachtungen an *Triton*-Larven. Die histologischen Untersuchungen, von Levy (1906) nach dem Tode Schapers ausgeführt, bieten für unser Problem nichts Bemerkenswertes. In wesentlicher Übereinstimmung mit Schaper befindet sich eine gleichalte Arbeit von Bardeen und Baetjer (1904), ausgeführt an *Planaria maculata* und *Planaria lugubris*. Die Teilstücke wurden jeden Tag 10—20 Minuten mit Rontgenstrahlen bestrahlt, mit der Wirkung, daß vollkommene oder teilweise Hemmung der Regeneration eintrat. Die Hemmung wird auf eine Unterbindung von Mitosen im Gewebe zuruckgefuhrt, so daß der Tod durch Mangel an neuen Zellen eintreten wurde. Auf Muskeln, Nerven usw. scheint kein Einfluß zu wirken; die Latenzzeit dauerte mehrere Tage. (Congdon [1912] kommt bei Versuchen an *Tubularia crocea* zu ahnlichen Ergebnissen. Er findet, daß kurzere Radiumbestrahlung von Fußstucken eine Beschleunigung, längere [bis zu 3 Tagen!] eine Hemmung der Regeneration zur Folge hat.) Von den Arbeiten von W. C. Curtis und J. Hickman (1926) und W. C. Curtis und R. A. Ritter (1927) sind mir bis jetzt nur kurze Sitzungsreferate bekannt. Untersucht wurden *Planaria agilis* (und *Tubularia crocea*). Es wird die Hypothese aufgestellt, daß die sogenannten »formativen Zellen« bei der Regeneration in erster Linie maßgebend seien. Als solche undifferenziert und den Keimzellen ahnlich, sollen sie besonders empfindlich gegen Bestrahlung sein. Die Experimente scheinen diese Arbeitshypothese bestatigt zu haben. Es soll eine vollkommene

Zerstörung der »formativen Zellen« durch die Bestrahlung eintreten, welche ein Ausbleiben der Regeneration zur Folge hat. Es herrscht Übereinstimmung zwischen der Wirkung der Radium- und Röntgenstrahlen. Auf die Arbeiten von ZAWARZIN und STRELIN (1928) werde ich weiter unten ausführlicher zurückkommen.

Die Arbeiten über die normale Regeneration der Planarien (KORSCHELT 1927, LANG 1912, BARTSCH 1923, STEINMANN 1908, 1925 und 1926 u. a.) bilden selbstverständlich die Grundlage zur Beurteilung der Strahlenwirkung auf den Regenerationsvorgang.

2. Herkunft des Regenerationsmaterials.

Der Sitz der Regenerationsfähigkeit bei Tricladen wird allgemein dem Körperparenchym zugeschrieben, wenigstens gilt dies für die durch Epimorphose regenerierenden Arten (STEVENS 1904, LANG 1912, BARTSCH 1923, STEINMANN 1908, 1925 und 1926). In ihm sollen Regenerationszellen verteilt sein, die bei Verletzungen in Tätigkeit treten und die verlorenen Organe neu bilden, wenigstens zum allergrößten Teil. Man bezeichnet dies als »Restitutionsvorgang«, nicht als »Regeneration« im engeren Sinne (vgl. STEINMANN). Tatsächlich beteiligen sich die Regenerationszellen in hervorragendem Maße bei der Ergänzung von Darm, Pharynx, Muskel- und Nervensystem und vor allem an der Bildung des eigentlichen »Regenerationskegels«. Dies Verhalten läßt es naheliegend erscheinen, die Regenerationszellen als omnipotent zu bezeichnen und sie auf eine Stufe mit den I-Zellen der *Hydra* zu stellen (BARTSCH 1923).

Es muß erwähnt werden, daß über den Aufbau des Parenchyms, insbesondere über die Herkunft der Regenerationszellen, im einzelnen noch keine Übereinstimmung herrscht (vgl. LANG 1912, BARTSCH 1923, STEINMANN 1908, 1925). Morphologisch können unterschieden werden das Stützgewebe, ein Gewirr von Fibrillen, sternförmig verästelten Stützzellen mit Kern ohne Nucleolus und die dazwischen gelagerten Zellen mit stark färbbarem Kern, einen Nucleolus enthaltend — Stammzellen KELLERS, Bildungszellen, embryonale Zellen, Übergangszellen LANGS. BARTSCH bezeichnet sie als Regenerationszellen syncytialen Charakters und Ursprungs; er zieht als Beweismittel die Syncytiumbildung bei der Ergänzung von Darm und Pharynx heran.

3. Der Regenerationsvorgang unter der Einwirkung der Radiumbestrahlung.

Die frühen Stadien: Wie die histologische Untersuchung gezeigt hat, bestehen schon 2 Stunden nach Ende der Bestrahlung Unterschiede zwischen Versuchs- und Kontrolltieren, und zwar im Verhalten der Regenerationszellen. Nach äußerlicher Betrachtung traten Unterschiede erst später zutage (4—5 Tage nach Bestrahlung). Die Wirkung der Radiumstrahlen setzt also sofort ein, man kann morphologisch nicht von einer Latenzzeit sprechen. Zur näheren Erläuterung ist folgendes anzuführen: Man kann bei der Einwirkung von Radium- und Röntgenstrahlen auf sich teilendes Gewebe den Primäreffekt, die mitosenfreie Zwischenzeit und den Sekundäreffekt unterscheiden (ALBERTI und POLITZER 1923/1924). Für den Primäreffekt sind Pyknosen charak-

teristisch, wie ich sie auch vereinzelt noch 2 Stunden nach Bestrahlung gefunden habe. Die Zelle soll auf der frühen Prophase am empfindlichsten sein gegen Bestrahlung. Mitosen, die weiter vorgeschritten sind, laufen ungestört ab. Es erklärt sich daher der Mangel an Mitosen 2—16 Stunden nach Bestrahlung daraus, daß das Gewebe sich noch auf dem Stadium der mitosenfreien Zwischenzeit befindet. Als Sekundäreffekt treten dann abnorm verlaufende Mitosen ein, wie sie wiederholt besprochen wurden. Anscheinend wird durch die Operation ganz allgemein ein Reiz auf die Regenerationszellen ausgeübt, der sie zu Teilungen anregt. Die Wanderung der Regenerationszellen in die Nähe der Wundfläche zwecks Bildung des Regenerationskegels kann man wohl als gesichert annehmen (vgl. Lang 1912, Bartsch 1923, Steinmann 1908, 1925 und 1926). Sie scheint bei bestrahlten Tieren nur solchen Regenerationszellen möglich zu sein, die von der Strahlenwirkung nicht erfaßt wurden. Ich habe stets gefunden, wenn bei Versuchen ein kleiner, unvollkommener Regenerationskegel gebildet worden war, daß dieser immer von ganz normal ausgebildeten Regenerationszellen herrührte, andererseits fand ich nie degenerierende Zellen an der Wundfläche angehäuft; ebensowenig degenerierte ein einmal gebildeter kleiner Regenerationskegel. Ich verweise auf Abb. 26, wo sich ein kleiner Regenerationskegel mit normalen Mitosen findet, das Parenchym aber bereits degenerierende Zellen in ziemlicher Anzahl enthält. Bei geschädigten Regenerationszellen sind demnach wohl die ganzen Lebensfunktionen so weit in Mitleidenschaft gezogen, daß sie an den Stellen degenerieren, wo sie von der Bestrahlung erfaßt wurden.

Die Tatsache, daß weitgehende Umbildungsvorgänge in den Geweben eines regenerierenden Teilstückes zur Beschaffung weiterer Regenerationszellen stattfinden, würde an und für sich eine Regeneration auch nach stärkerer Bestrahlung nicht ausschließen. Die so entstandenen Regenerationszellen könnten den Regenerationskegel für sich allein bilden. Es fragt sich nur, ob die durch Umbildung entstandenen Regenerationszellen Schädigungen aufweisen, oder ob die Bestrahlung auf sie ohne Wirkung ist. Wie erwähnt, verlaufen die Dedifferenzierungsvorgänge ohne erkennbare Beeinflussung durch die Bestrahlung, aber dann treten degenerierte Zellen in großer Masse im Gewebe auf. Ich halte es für unwahrscheinlich, daß die relativ geringe Anzahl von Regenerationszellen, die beim Regenerationsbeginn vorhanden ist, die große Menge von degenerierenden Zellen erklart. Im Gegensatz dazu finden sich bei gleichstark bestrahlten ganzen Tieren nie derartig große Mengen von degenerierenden Zellen um diese Zeit im Parenchym (4 bis

5 Tage nach Bestrahlung), erst später tritt weitgehendere Zerstörung des Parenchyms ein. Die letzten Schritte der Dedifferenzierung werden häufig durch einen Zellteilungsvorgang abgeschlossen (LANG 1912). Es besteht die Wahrscheinlichkeit, daß erst hier die Schädigung des Chromatins außerlich sichtbar und in ihren Folgen feststellbar wird — entweder kommt es nach schwacheren Dosen zu abnormen Mitosen, oder diese fehlen nach stärkeren Dosen vollkommen. Wenn nur die ursprünglich vorhandenen Regenerationszellen zugrunde gehen würden, so wäre auch nicht ersichtlich, wodurch das leere und löcherige Aussehen des Parenchyms zustande käme.

Zusammenfassung: Für die fruhen Stadien der Regeneration, welche für die Bildung des Regenerationskegels maßgebend sind (etwa bis zum 4. und 5. Tag nach Operation), kann man demnach für Versuchstiere folgendes festhalten: Die Radiumstrahlung wirkt auf die vorhandenen Regenerationszellen ein und verhindert deren Teilungen bzw. gestaltet sie abnorm. Eine Wanderung geschädigter Zellen erfolgt nicht. Die Schädigungen der umbildungsfähigen Zellen sind zunächst latent vorhanden und kommen erst zu der Zeit zum Vorschein, in der Zellteilungsvorgänge einsetzen. Nicht geschädigt werden hochdifferenzierte Gewebe, wie Darmtractus, Nerven, Sinnesorgane, Muskeln. Es bestätigt sich also das Gesetz von BERGONIÉ und TRIBONDEAU, wonach Radium- und Röntgenstrahlen in erster Linie undifferenzierte Zellen schädigen. Für die vollkommene, wenn auch verzögerte Durchführung der Regeneration muß ein Minimum an Regenerationszellen zur Verfugung stehen.

Verstärkung der Wirkung durch Verschiebung des Zeitpunktes der Operation: Wurden Tiere erst 1–3 Tage nach Bestrahlung operiert, so zeigten sich stärkere Schädigungen, besonders auffallend nach kleinen Dosen von 5 Minuten ab. Wenn man annimmt, daß lediglich die Dauer der Bestrahlung maßgebend ist für die Größe der Schädigung des Gewebes, so ist zunächst nicht einzusehen, warum bei Operation nach Bestrahlung die pathologischen Erscheinungen (bezogen auf den Zeitpunkt der Bestrahlung!) früher und stärker eintreten sollen, besonders da eine Latenzzeit morphologisch nicht nachzuweisen ist. Notwendigerweise muß daher der Zeitpunkt des Regenerationsbeginns stark ins Gewicht fallen. Am stärksten sind die Schädigungen da, wo die Regeneration 2–3 Tage nach Bestrahlung einsetzt, relativ am schwächsten da, wo Regenerationsbeginn und Ende der Bestrahlung zusammenfallen, oder wo der Einfluß der Regeneration völlig fehlt — an ganzen Tieren. Man kann wohl annehmen, wenn eine

Operation 2—3 Tage nach Bestrahlung den stärksten Effekt zeitigt, so müssen in diesem Fall die meisten jungen, undifferenzierten Zellen geschädigt sein bzw. sie müssen sich am wenigsten von der Wirkung der Bestrahlung erholen können. Wahrscheinlich werden die umbildungsfähigen Zellen in einem besonders kritischen Stadium mobilisiert. Erfolgt keine Operation, so fehlen naturgemäß Umbildungsvorgänge ebenfalls. Die äußerlich und innerlich zutage tretende Degeneration ist gegenüber den Regenerationsstadien deutlich verspätet, das Parenchym sieht länger normal aus. Es scheinen also zunächst nur die ursprünglich vorhandenen Regenerationszellen zu degenerieren und erst später ein großer Teil des Parenchyms; später deshalb, weil keine Umbildungen stattzufinden brauchen.

Zusammenfassung: Die stärkere Wirkung der Bestrahlung bei Verschiebung des Regenerationsbeginns in die Zeit nach Bestrahlung beruht auf einer vollständigeren Erfassung des Regenerationsmaterials durch die Bestrahlung.

Bestrahlung und Differenzierungsvorgänge: Wie die Tabellen zeigen, nimmt mit steigender Wirksamkeit der Bestrahlung der Prozentsatz der Rüsselbildungen stark ab, während er bei den Kontrolltieren absolut konstant bleibt (= 100%). Dasselbe gilt für die Augenbildung. Man ist nach diesen Ergebnissen aber noch nicht berechtigt, eine Hemmung der Differenzierungsvorgänge durch die Bestrahlung abzuleiten. Die Differenzierung erfolgt in unserem Falle stets abhängig von der Größe des gebildeten Regenerationskegels, wie dies bei der Augenbildung besonders deutlich hervortritt. Ist der Regenerationskegel, der als solcher ja undifferenziert ist, klein, so ist auch die Menge des zur Differenzierung zur Verfügung stehenden Materials klein. Eine Differenzierung erfolgt nur dann, wenn eine gewisse minimale Menge an normalem Regenerationsmaterial vorhanden ist, dann aber unabhängig von der Bestrahlung. Reihe 9 zeigt deutlich den ungestörten Verlauf der Differenzierung nach Bestrahlung.

Selbstverständlich kommen Tiere, die vor Operation bestrahlt wurden, mit ihrem Regenerationsmaterial ins Hintertreffen gegenüber den Tieren, die vor Bestrahlung operiert wurden. Weiterhin fällt die Größe des zu regenerierenden Stückes stark ins Gewicht; in diesem Punkte sind meine Versuche und Kontrollen stark verschieden, da die Schnittlinie nur im allgemeinen eingehalten wurde. Der Materialbedarf ist also sehr variabel. Bei Tieren, denen nur die vordere Pharynxspitze abgeschnitten wurde, genügen wenige Zellen, die unter Umständen auch nach stärkerer Schädigung geliefert werden können. Oft werden bei

der Operation längere oder kürzere Teile des Darmes oder Pharynx aus den Teilstücken herausgerissen; dann ist bedeutend mehr zu ergänzen als normalerweise. Ist viel Regenerationsmaterial vorhanden — Kontrollen —, dann läßt sich der Ausgleich ohne Schwierigkeiten bewerkstelligen, bei verringertem Vorrat an Regenerationsmaterial ist jedoch eine bedeutende Mehrbelastung gegeben, die nicht immer ausgeglichen werden kann.

Die Ergebnisse der Reihe 9, wonach die Strahlenwirkung mit wachsendem Alter des Regenerats abnimmt, stimmen mit den Ergebnissen Seides (1925/1926) an *Ascaris*- und *Hydatina*-Embryonen überein, stehen aber in Widerspruch zu den Angaben Schapers, der an Amphibienregeneraten eine starke Hemmung feststellte, wenn die Bestrahlung nach der Operation erfolgte. Zur Erklärung der Reihe 9 müssen ebenfalls wieder die Umbildungsvorgänge mit herangezogen werden. Je später die Bestrahlung nach Operation einsetzt, desto weniger werden von ihr Zellen erfaßt, die durch Dedifferenzierung entstehen; von den ursprünglichen Regenerationszellen sind ja die meisten schon nach 1 Tag zum Bau des Regenerationskegels verwendet. Die spätere Bestrahlung (3 Tage und noch später nach Regenerationsbeginn) zieht also die Hauptmasse des Regenerationsmaterials nur noch teilweise in Mitleidenschaft, und das erklärt mit den unbehinderten Ausbau des Regenerats. Die Bestrahlung wirkt eben zu einer Zeit, wo bereits die Differenzierung des Regenerats begonnen hat.

Zusammenfassung: Differenzierungsvorgänge werden durch die Wirkung der Bestrahlung nicht beeinflußt, wenn genügend Material geliefert werden kann. Im Fall der Reihe 9 wird mit wachsender Zeitdifferenz zwischen Operation und Bestrahlung immer weniger Regenerationsmaterial von der Strahlenwirkung erfaßt, der Regenerationskegel beginnt bereits mit der Differenzierung.

Frage der Stimulation, des Einflusses der Ernährung: Ich habe an regenerierenden Teilstücken niemals eine stimulierende Wirkung beobachten können, die beschleunigend auf das Wachstum des Regenerats gewirkt hätte. Wenn auch die Mitosenzahlen von Versuch und Kontrolle nicht abgezählt wurden, so ist doch die Größe des Regenerationskegels genügend für die Feststellung, daß eine Beschleunigung nicht vorliegt, desgleichen das verspätete Auftreten der Augen. Überhaupt ist ja die Frage der Stimulation durch geringe Strahlungsdosen noch nicht hinreichend geklärt (vgl. Ruppert 1924 und Seide 1925), zum mindesten fehlen eindeutig positive Beweise. Bei der Besprechung der Degenerationserscheinungen an der Oberfläche bestrahlter

ganzer Tiere konnte ich relativ zahlreiche Mitosen — normaler und abnormer Natur — feststellen. Das Vorkommen dieser Mitosen an nicht regenerierenden Tieren bedarf einer näheren Erklärung, die sich wegen des Vorkommens von Zelldegeneration zu gleicher Zeit nicht ganz einfach gestaltet. Ob neben der zerstörenden Wirkung der Radiumstrahlen sich gleichzeitig eine stimulierende Wirkung äußert, welche Zellteilungen anregt, diese Frage möchte ich offen lassen. Vielleicht wird aber auch durch die weitgehende Gewebszerstörung ein ähnlicher Zustand geschaffen, der auf Regenerationszellen als Anreiz zur Teilung wirkt, wie bei der Regeneration selbst. Ich halte es für möglich, daß durch geringere Strahlungsmengen einzelne Nester von Regenerationszellen gar nicht oder nicht so weitgehend geschädigt werden, so daß nach längerer oder kürzerer Zeit eine Erholung eintreten kann. Das Vorkommen von abnormen Mitosen ist dadurch nicht ausgeschlossen. Eine latent vorhanden gewesene Schädigung kann dann immer noch zu Degeneration führen, genau wie bei den Zellen, die eine Dedifferenzierung durchmachen.

Anderen Einflüssen, die außerhalb der Strahlenwirkung liegen, dürfte keine große Bedeutung zukommen. Die Ernährung spielt keine Rolle im Verlauf der geschilderten Vorgänge. Regeneranten nehmen während der ersten Zeit der Regeneration ja überhaupt keine Nahrung auf. Die Deformationen besitzen ihre direkte Ursache in der Strahlenwirkung und sind eine notwendige Folge der Zelldegeneration. Das Ausbleiben der Regeneration kann nicht dafür verantwortlich gemacht werden, wie das Verhalten ganzer Tiere zeigt.

Zusammenfassung: Eine Stimulationswirkung konnte nicht sichergestellt werden. Der Ernährungszustand und das Ausbleiben der Regeneration ist ohne Einfluß auf den Verlauf der Deformationserscheinungen.

II. Untersuchungen an Clavelina lepadiformis.

A. Material und Untersuchungsmethode.

Die Untersuchungen an *Clavelina lepadiformis* wurden, soweit lebendes Material in Frage kam, an der Biologischen Station Herdla (Norwegen) ausgeführt. Die frisch gefangenen Kolonien wurden in Aquarien gehalten, welche ständig von frischem Seewasser durchspült wurden. Da die ganzen Tiere in der Regel größer waren als die vom Radiumpraparat bestrahlte Fläche, wurden den Tieren vor der Bestrahlung Kiemenkorb und Stolonen mittels einer feinen Schere abgetrennt. Nachdem sich bei orientierenden Vorversuchen gezeigt hatte, daß eine Regeneration vom isolierten Kiemenkorb ausgehend nur schlecht gelang, wurde bei den Hauptversuchen ausschließlich die mittlere Körperregion,

der Eingeweidesack, Darmtractus, Geschlechtsorgane und Herz enthaltend, als Ausgangsstadium der Regeneration gewahlt. Die Schuld für das Mißlingen der Regeneration, vom Kiemenkorb ausgehend, lag wohl an der weit vorgeschrittenen Geschlechtsreife der Tiere (Monate August, September); sehr viele Individuen trugen bereits Embryonen im Peribranchialraum. Der Eingeweidesack regenerierte stets, entweder nach dem direkten Modus oder auf dem Umweg über eine vorübergehende Reduktion (vgl. DRIESCH 1902, 1905). Für die Beobachtung der Strahlenwirkung konnten jedoch nur die Fälle ausgewertet werden, in denen die Regeneration direkt verlief und so ständig der Beobachtung zugänglich war. Als Strahlungsquelle diente dasselbe Praparat wie bei den Versuchen an Planarien. Je nach Große wurden ein oder zwei Eingeweidesäcke gleichzeitig, in einer Petrischale liegend, bestrahlt. Senkrecht darüber war das Radiumpraparat auf Glasstreifen montiert, so daß die Objekte vollständig im Strahlungsbereich lagen. Die ganze Vorrichtung befand sich in einer feuchten Kammer. Variiert wurde bei den Versuchen lediglich wieder die Dauer der Einwirkung (1—13$^1/_2$ Stunden), alle anderen Umstande blieben ungeändert. Den Zeitpunkt der Operation konnte ich leider aus den oben erwahnten technischen Gründen nicht variieren, so daß mir bei *Clavelina* die entsprechenden Parallelversuche zu Planarien fehlen. Kontrollversuche an unbestrahlten Tieren wurden in genugender Anzahl angesetzt. Nach dem Ende der Bestrahlung erfolgte Vitalfärbung mittels einer verdunnten Lösung von Neutralrot oder Nilblau, wie dies SPEK (1927) angibt; Dauer 1 2 Stunden. Hierauf wurden die Tiere in größere Glasgefaße übergefuhrt, die wie die großen Aquarien standig von frischem Wasser durchspult waren, und wurden dort der Regeneration uberlassen. Jeden Tag wurde der Zustand der Teilstücke unter dem Binocular kontrolliert. Beobachtungszeit bis zu 19 Tagen. Nach Abschluß der einzelnen Versuche erfolgte Fixierung der Versuchs- und zugehörigen Kontrolltiere. Jungere Regenerationsstadien wurden besonders angesetzt und nach der gewunschten Zeit fixiert. Als Fixierungsmittel diente eine gesattigte Lösung von Sublimat in Seewasser, die sich durchaus bewahrte. Fixierungsdauer 1—2 Stunden. Die Objekte wurden bis zur weiteren Verarbeitung in 80%igem Alkohol aufbewahrt. Die Einbettung erfolgte über Xylol in Paraffin, Schnittdicke 10—15 μ. An Farbungen habe ich Boraxcarmin mit Nilblau sowie Hamatoxylin nach DELAFIELD mit Neutralrot als Gegenfarbung ausprobiert. Für meine Zwecke erwies sich Hämatoxylin nach DELAFIELD mit Neutralrot, letzteres in 96%igem Alkohol, als besser.

B. Versuche am lebenden Objekt.

Versuchsanordnung: Eingeweidesack von *Clavelina lepadiformis* 1—13$^1/_2$ Stunden bestrahlt. Zahl der Versuchstiere eins oder zwei. Kontrolltiere zu gleicher Zeit mit Versuchstieren operiert. Versuchstiere bis zu 19 Tagen beobachtet.

Frage der letalen Dosis: Keine der angewandten Strahlungsdosen hatte eine tödliche Wirkung auf das bestrahlte Tier, weder sofort nach Ende der Bestrahlung, noch innerhalb der Beobachtungszeit. Ebensowenig ließ sich mit den angewandten Dosen eine vollkommene Hemmung der Regeneration erzielen. Es kam zwar häufig vor, daß

Tiere in Reduktion traten oder auch nach einiger Zeit ganz eingingen, aber ein Zusammenhang dieser Erscheinungen mit der Bestrahlung ließ sich in keinem Fall feststellen. Jedenfalls sind die Tiere während der Geschlechtsreife allgemein hinfälliger.

Das Verhalten der Versuchs- und Kontrolltiere in der ersten Zeit nach Operation und Bestrahlung: Nach der Operation tritt eine starke Kontraktion des isolierten Eingeweidesackes ein, soweit dies bei ihm möglich ist. Insbesondere sucht die Tunica die entstandenen Wundflächen nach außen durch Zusammenziehen über den Wunden abzuschließen. Die Tunica erscheint bei vital gefärbten Tieren schwach blau oder rot infolge ihres Reichtums an »Tropfenzellen« (Spek 1927). Auf diesem Zustand erfolgt die Bestrahlung. 1 Tag nach Bestrahlung hat die Kontraktion nachgelassen, der Eingeweidesack ist gestreckt. Um die Wundflächen herum ist die Färbung jetzt intensiv blau oder rot, was von einer Anhäufung der vital gefärbten »Tropfenzellen« an den betreffenden Stellen herrührt (vgl. Spek 1927). Unter dem Binocular ließ sich feststellen, daß die Bildung eines Abschlusses zwischen den äußeren Partien der Tunica vorn und hinten einerseits und dem Eingeweidesack mit der ihn umgebenden Tunica andererseits im Gange war. Die äußeren Tunicapartien erscheinen farblos und etwas trübe. 2 Tage nach der Operation ist in der Mehrzahl der Fälle eine förmliche Abkapselung des Eingeweidesackes bei Kontroll- und Versuchstieren vollzogen. Die Abschlußhäutchen sind vorn und hinten deutlich erkennbar. Im Laufe der nächsten Tage tritt meist eine Abschnürung der farblosen äußeren Tunicastücke ein, auch sind sie stark zusammengeschrumpft und lassen sich leicht ablösen. Irgendwelche Unterschiede zwischen bestrahlten und unbestrahlten Tieren sind bis jetzt äußerlich nicht festzustellen.

Verlauf der Kiemenkorbregeneration: 3 Tage nach Operation, spätestens nach 4 Tagen, beginnt sich an unbestrahlten Tieren am vorderen Ende des Eingeweidesackes eine helle Gewebekuppe zu zeigen, ohne daß zunächst eine Differenzierung äußerlich hervortritt. Die Anhäufung der Tropfenzellen an den Wundflächen besteht noch (s. Abb. 40). Der erste Ansatz zur Regeneration des Kiemenkorbes ist mit der Bildung dieses »Regenerationskegels« sichtbar geworden. Die bestrahlten Tiere sind zu diesem Zeitpunkt über das Stadium der Abkapselung und der Ansammlung der Tropfenzellen in der Tunica noch nicht hinausgelangt. Unterschiede in der Größe der intensiv gefärbten Bezirke in der Tunica zwischen Kontroll- und Versuchstieren konnte ich nicht feststellen, dazu waren die Größenverhältnisse der Einzelindividuen zu variabel.

Im Laufe der nächsten Tage nimmt die intensive Färbung am Vorder- und Hinterende der Kontrolltiere allmählich ab, ohne indes ganz zu verschwinden. Häufig bemerkte ich in dem vorderen Abschlußhäutchen eine starke, rundliche Ansammlung von Tropfenzellen an der Stelle, wo voraussichtlich später die Ingestionsöffnung entstehen würde. Am 4.—5. Tag nach der Operation beginnen sich auch die Stolonen neu anzulegen, sie sind im Gegensatz zu dem hellen, farblosen Gewebe des Regenerationskegels des Vorderendes lebhaft gefärbt. Der Regenerationskegel selbst nimmt zusehends an Größe zu. Differenzierung tritt ein; sie ist in der Regel 7 Tage nach Operation auch äußerlich deutlich erkennbar. Zu diesem Zeitpunkt sind die ventrale und dorsale Flimmerrinne des Kiemenkorbes als weiße Streifen im Gewebe des Regenerationskegels angelegt. An den Versuchstieren ist die Regeneration nur nach Dosen von 1, $1^1/_2$ und 2 Stunden so weit vorgeschritten wie an den Kontrolltieren. Höher bestrahlte Tiere sind innerhalb dieses Zeitraumes nur bis zur Bildung des undifferenzierten Regenerationskegels gelangt, sie sind also 3—4 Tage hinter den Kontrollen zurückgeblieben. Der Regenerationskegel trat bei den $1^1/_2$ und 2 Stunden bestrahlten Versuchstieren am 5. Tag nach Operation auf (Kontrollen 3 Tage); eine deutliche Verzögerung gegenüber unbestrahlten Tieren ließ sich jedoch nicht mit Sicherheit feststellen. Die Abb. 41 zeigt je ein Kontroll- und Versuchstier 7 Tage nach Operation. Das Versuchstier war 7 Stunden bestrahlt worden und ist bis zur Bildung des undifferenzierten Regenerationskegels gelangt. Das Kontrolltier zeigt den neu gebildeten Kiemenkorb mit den beiden Flimmerrinnen sowie neu angelegte Stolonen. Tabelle 13 gibt die Zahlenwerte für das

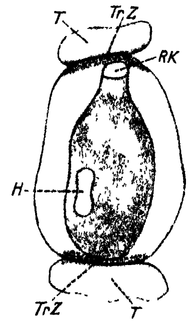


Abb. 40. *Clavelina lepadiformis.* Kontrolltier, 3 Tage nach Operation. Äußere Tunicastücke abgeschnürt. Tunica in der Nähe der Wundflächen infolge Ansammlung von Tropfenzellen intensiv gefärbt.

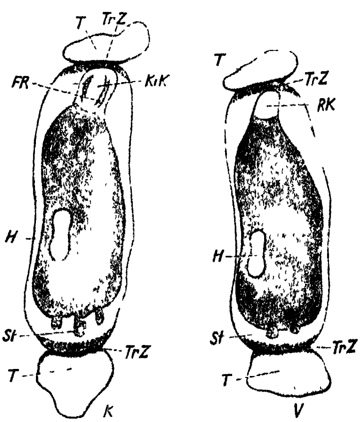


Abb. 41. *Clavelina lepadiformis.* *K* Kontrolltier, *V* Versuchstier 7 Stunden bestrahlt, beide am 7. Tag nach der Operation. *K* mit kleinem Kiemenkorb, *V* mit äußerlich undifferenziertem Regenerationskegel.

Auftreten des undifferenzierten Regenerationskegels für Versuche mit Bestrahlungszeiten von 1—13 $^1/_2$ Stunden wieder, sowie für Kontrollversuche. Die Zahlen sind Mittelwerte aus mehreren Versuchen mit gleicher Dosis.

Tabelle 13. *Clavelina lepadiformis.* Sofort nach Operation bestrahlt.

Bestrahlungsdauer	Auftreten des undifferenz. Regenerationskegels nach Tagen	Auftreten der dorsalen und ventralen Flimmerrinne nach Tagen
1 Std.	3—4	7
1 $^1/_2$ »	5	7—8
2 »	5	7—8
2 $^1/_2$ »	7	9
3 »	7	8—9
4 »	7	9—11
6 »	6—7	11
7 »	6—7	9—10
8 $^1/_2$ »	7 (14)	10—11 (17)
9 »	7	10—11
10 »	7—8	11—12
11 »	7	12
12 »	7	12
13 »	7	13
13 $^1/_2$	7—8	14
Kontrollen	3	7

Die höher als 2 Stunden bestrahlten Tiere gebrauchen längere Zeit zur Erreichung des eben an Kontrolltieren geschilderten Stadiums. Die benötigte Zeit schwankt zwischen 9—14 Tagen, entsprechend den Bestrahlungszeiten von 2 $^1/_2$—13 $^1/_2$ Stunden (s. Tabelle 13). Ausnahmsweise benötigte ein 8 $^1/_2$ Stunden lang bestrahltes Individuum sogar einen Zeitraum von 17 Tagen bis zur Bildung der beiden Flimmerrinnen, nachdem ein undifferenzierter Kiemenkorb nach 14 Tagen aufgetreten war. Wahrscheinlich ist für diese starke Verzögerung die Strahlenwirkung allein nicht verantwortlich zu machen; Näheres ließ sich nicht feststellen. Nach 11—13 Tagen waren die Kontrolltiere äußerlich vollkommen wiederhergestellt. Ingestions- und Egestionsöffnung, Stolonen waren gebildet, eine Anzahl Kiemenreihen angelegt, der ganze Kiemenkorb ausgestreckt und in Funktion, die Tunica erneuert und die Reste der alten abgestoßen. Das regenerierte Tier unterschied sich nur durch die Größe des neuen Kiemenkorbes von normalen,

nicht operierten Tieren. Die Versuchstiere brauchen längere Zeit, um ihre Regeneration zu vollenden. Die genauen Zeiten habe ich nicht bestimmt, da die meisten Tiere fixiert wurden, nachdem die beiden Flimmerrinnen gebildet und die Siphonen angedeutet waren. Eine vollkommene Hemmung der Regeneration wurde bei keinem der Versuchstiere beobachtet, soweit sie sich in gutem physiologischen Zustand befanden und nicht in Reduktion eintraten.

Ergebnis: Radiumbestrahlung übt auf die Regeneration von *Clavelina lepadiformis* einen verzögernden Einfluß aus, der sich in späterem Auftreten des »Regenerationskegels«, langsamerem Wachstum und Ausgestaltung desselben äußert. Die Wirkung steigt mit wachsender Bestrahlungszeit. Eine vollkommene Hemmung der Regeneration konnte mit den angewandten Strahlungsdosen nicht erzielt werden.

C. Histologische Untersuchung.

Vorbemerkung: Eine genaue Darstellung der Regeneration von *Clavelina lepadiformis* unter dem Einfluß der Radiumbestrahlung ist nur möglich, wenn der Verlauf der Regeneration unter normalen Umständen histologisch bekannt ist, insbesondere was die Herkunft des Regenerationsmaterials anlangt. Da dies bis jetzt nicht in notwendigem Maße der Fall ist — ich werde bei Besprechung der einschlägigen Literatur auf diesen Punkt zurückkommen —, kann die histologische Untersuchung meines Materials nur allgemeinere Gesichtspunkte für die Art und Weise der Strahlenwirkung liefern. Eine histologische Untersuchung der normalen Regeneration konnte ich selbst noch nicht vornehmen und behalte mir vor, die schon begonnenen Vorarbeiten darüber zu vollenden.

1. Literatur.

Bestrahlungsexperimente an *Clavelina lepadiformis* liegen nicht vor. Die normale Regeneration ist durch die Arbeiten von Driesch (1902, 1905) und E. Schultz (1907) äußerlich hinreichend untersucht und geklart. Die Reduktionsvorgange sowie die Bildung der Winterknospen sind durch Seeliger (1882), Kerb (1908), Driesch (1905) und andere Autoren untersucht. Die Arbeiten, welche sich mit der histologischen Untersuchung der Regeneration beschäftigen, sind nicht sehr zahlreich. Hier sind zu nennen L. Schultze (1899), E. Schultz (1907), Hirschler (1914), Schaxel (1914) und J. Spek (1927). Fur mein Problem ist in erster Linie die Frage nach der Herkunft des Regenerationsmaterials von Wichtigkeit. Nach L. Schultze, dessen Beobachtungen auch die Ergebnisse älterer Autoren (Loeb 1891/1892, Mingazzini 1891) berücksichtigen, verwachsen bei der Regeneration des Ganglions von *Ciona* die Wundsäume, und es tritt eine Epithelwucherung auf, welche das Ganglion neu bildet. Schaxel (1914) nimmt indifferente Reservezellen ecto-, meso- und entodermaler Herkunft als

Material für die Ergänzung des Verlorengegangenen an und stützt sich in erster Linie auf die Untersuchung der Reduktionsstadien von *Clavelina lepadiformis*. Die Reservezellen sollen durch die Operation freigelegt werden und die Regeneration bewirken; Teilungsvorgänge sollen in ihnen vorkommen. Spek (1927) beschäftigt sich mit der Bedeutung eiweißführender Zellen, der sogenannten »Tropfenzellen« für die Winterknospenbildung, Reduktion und Regeneration von *Clavelina lepadiformis*. Er gibt Methoden zur Vital- und Schnittfärbung der Tropfenzellen an und stellt ihre wesentliche Beteiligung an den genannten Prozessen sicher. So bildet sich ein neues Individuum aus der Winterknospe nur mit Hilfe des indifferenten Materials der Tropfenzellen, das gleiche gilt für die Entstehung eines neuen Tieres nach einer vorübergehenden Reduktion. Es treten also große formative Potenzen dieser Zellen zutage. Bei der reinen Regeneration stellt Spek fest, daß die Neubildungen im Ectoderm von den Tropfenzellen ausgehen, das Ectoderm für sich allein bildet nichts Neues. Das Entoderm dagegen soll für sich allein fähig sein, eine Neubildung zu leisten, wie etwa die Regeneration eines frischen Kiemenkorbes. In diesem letzteren Fall dienen die Tropfenzellen nur als Nahrmaterial, ihre Einwanderung in den Kiemenkorb erfolgt erst, wenn die eigentliche Regeneration bereits vollzogen ist. Das Vorkommen der indifferenten Zellen Schaxels wird durch Spek nicht bestätigt, die Epithelneubildungen in den Winterknospen werden als aus Tropfenzellen entstanden erklärt, nicht aus indifferenten Entodermzellen. Da im Organismus der *Clavelina* Tropfenzellen in großer Menge verbraucht werden, ist die Frage nach deren Ersatz von großer Bedeutung. Wahrscheinlich werden die Tropfenzellen von einem besonderen Organ geliefert. Nach Spek steht der ganze nutritive Teil des Darmes in enger Beziehung zu den Tropfenzellen, so werden z. B. die Vacuolen des Vorderdarmes auf verbrauchte Tropfenzellen zurückgeführt. Der auf den Magen folgende Abschnitt des Mitteldarmes soll der Ausbildungsort der Tropfenzellen sein. Es sollen sich Bindegewebszellen mit wohl erhaltenen Kernen in seinem Lumen finden. Die Tropfen scheinen verloren zu gehen. Spek hält eine Auswanderung von Zellen aus dem Epithelverbande des Mitteldarmes, »eventuell nur zu gewissen Zeiten«, für möglich. Außerdem soll die sogenannte Mitteldarmdrüse oft ein aufgelockertes Epithel aufweisen, so daß aus ihr Zellen aus- oder einwandern könnten. Eine endgultige Stellungnahme behält sich Spek bezuglich dieses Punktes vor.

2. Eigene Befunde über die normale Regeneration von Clavelina lepadiformis.

Tiere, die 6—12 Stunden nach der Operation fixiert worden waren, zeigten dichte Ansammlungen von Tropfenzellen in der Tunica, welche die Wundränder verschlossen hatte. Die Tropfenzellen besitzen amöboides Aussehen, die Tropfensubstanz ist meist — wohl infolge der Fixierung — diffus im Plasma verteilt. Die Organe des Eingeweidesackes zeigten keine Besonderheiten. Die Tropfenzellen in den Geweben des Eingeweidesackes hatten durchweg eine runde Gestalt, die Farbe war ebenfalls diffus im Plasma verteilt, die Kerne deutlich sichtbar. Ansammlungen von Tropfenzellen im Innern des Tieres an den Wund-

flächen fand ich nicht. Zellteilungsvorgänge habe ich ebenfalls nicht beobachtet. 24 Stunden nach der Operation dagegen kommen Mitosen sowohl in Tropfenzellen als auch im Mesenchym vor. Ganz allgemein aber treten Zellteilungen weit weniger häufig auf, als ich dies nach den Befunden an Planarien erwartet hätte. Besonders auffallend war die geringe Zahl von Mitosen in Tropfenzellen im Verhältnis zu deren massenhaftem Vorkommen. Der Vorderdarm zeigt rundliche Lücken von ungefähr Zellengröße in seinem Gewebe, in einzelnen Fällen waren darin noch Reste von Tropfenzellen zu erkennen. Am Hinterende des Tieres waren Tropfenzellen in großer Menge angesammelt, jedenfalls zwecks Regeneration der Stolonen, desgleichen auch in der Tunica über den beiden Wundflächen.

Im weiteren Verlaufe der Regenerationsvorgänge bildet sich am Vorderende des Eingeweidesackes eine Epithelkuppe als erste Anlage des Kiemenkorbes aus. Über die Art und Weise dieses Vorganges kann ich Einzelheiten nicht anführen. Histologisch läßt sich die Neubildung des Kiemenkorbes eher erkennen, als dies nach äußerlicher Betrachtung möglich ist. 2—3 Tage nach Operation bemerkte ich eine flache Epithelkuppe, die als neu gebildet deutlich vom alten Gewebe zu unterscheiden war. Das neu gebildete Gewebe hat nach hinten zu Anschluß an den Vorderdarm, steht aber auch mit dem Mesenchym des Eingeweidesackes in Verbindung; es scheint also nicht durch bloßes Auswachsen aus dem Vorderdarm entstanden zu sein. Der an die Epithelkuppe anschließende Teil des Vorderdarmes und das neugebildete Epithel selbst sind im Wachstum begriffen. Von jetzt ab tritt eine lebhafte Vermehrungstätigkeit durch Mitosen ein. Die Epithelkuppe wächst im Laufe der folgenden Tage ziemlich rasch, es bilden sich Kiemenleisten und -öffnungen sowie der Peribranchialraum (s. Abb. 42). Diese Differenzierungsvorgänge gehen unter starker Beteiligung von Mitosen vor sich. Tropfenzellen kommen im Bereich der Neubildung nicht vor. Die Epithelkuppe nimmt nichts von der Farbe der Tropfenzellen an, scheint also in keiner direkten Beziehung zu ihnen zu stehen. Unter dem Körperepithel finden sich Tropfenzellen in geringer Menge, zum Teil auch in Mitose. Allem Anschein nach wandern sie durch das Körperepithel ein; man findet sie relativ häufig im Gewebe sitzend (vgl. Spek 1927). Eine Masseneinwanderung von Tropfenzellen erfolgt erst später, wenn der neue Kiemenkorb in Funktion tritt, sie sind dann sehr zahlreich zu finden (vgl. Spek 1927). Die Regeneration der Stolonen habe ich im einzelnen nicht verfolgt; daß sie unter überwiegender Beteiligung von Tropfenzellen vor sich geht, ist sichergestellt (vgl. Spek 1927). Ich

fand auch hier vereinzelte Mitosen. Im Verlauf der Untersuchung konnte ich nirgends im Eingeweidesack der *Clavelina* Zellen finden, welche den Angaben SCHAXELS für indifferente Reservezellen entsprechen.

Ergebnis: Die Anfangsstadien der Regeneration des Kiemenkorbes verlaufen ohne Mitosen. Die Herkunft des Regenerationsmaterials

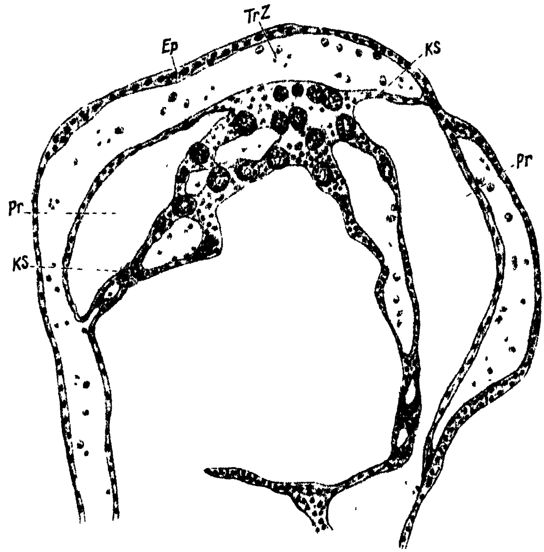


Abb. 42. *Clavelina lepadiformis*. Paramedianschnitt eines in der Regeneration weiter vorgeschrittenen Eingeweidesackes eines Kontrolltieres. 5 Tage nach Operation fixiert. (WINKEL, Obj. 5, Complanat 2.)

konnte nicht festgestellt werden. Tropfenzellen beteiligen sich nicht an der Neubildung des Kiemenkorbes. Die Ausgestaltung des Kiemenkorbes geht unter starker mitotischer Zellvermehrung vor sich. Tropfenzellen besitzen die Fähigkeit, sich durch Mitose zu vermehren.

3. Die Regeneration von Clavelina lepadiformis unter dem Einfluß der Radiumbestrahlung.

Innerhalb der ersten 6—12 Stunden nach Operation und Bestrahlung konnte ich keine Unterschiede zwischen Kontroll- und Versuchstieren auffinden. Dies war erst 24 Stunden nach der Bestrahlung möglich. Es kommen von diesem Zeitpunkt an abnorme Mitosen im Mesenchym und in den Tropfenzellen vor (s. Abb. 43). Dabei sind auch nach stärkeren Bestrahlungszeiten nicht alle vorkommenden Mitosen abnorm, wie dies bei Planarien der Fall ist. Es traten immer normale und abnorme Mitosen nebeneinander auf. Ihr zahlenmäßiges Verhältnis

ist durch die Strahlungsdosis bestimmt. Nach einer Bestrahlungszeit von 4 Stunden finden sich normale und abnorme Mitosen ungefähr gleich häufig. Die Einzelvorgänge sind dieselben wie bei den Regenerationszellen der Planarien — Fragmentierung der Chromosomen, Zurückbleiben einzelner Chromosomen und Verklumpung des Chromatins —, jedoch wegen der Kleinheit der Zellen schwieriger zu analysieren als bei den Planarien. Da ich die Herkunft des Regenerationsmaterials für den Kiemenkorb nicht kenne, war es mir nicht möglich, festzustellen, wie der genaue Verlauf der Regenerationshemmung beschaffen ist. Sicher ist nur, daß Tiere mit einer Dosis von 4 Stunden und mehr erst rund 5 Tage nach Operation in ihrer Regeneration so weit gelangt



Abb. 43.

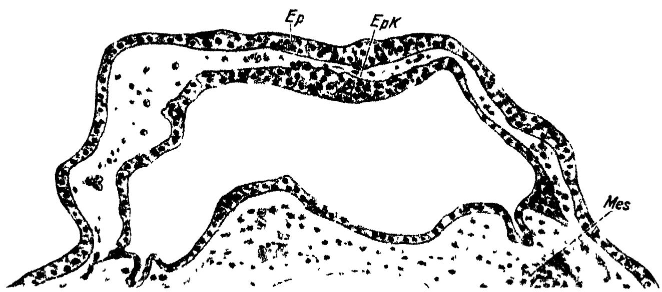


Abb. 44.

Abb. 43 *Clavelina lepadiformis*. Abnorme Mitose aus dem Gewebe eines 7 Stunden lang bestrahlten Tieres. 24 Stunden nach Operation und Bestrahlung fixiert. Chromatin verklumpt. (ZEISS, Homog. Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 18.)

Abb 44. *Clavelina lepadiformis*. Schnitt durch die Epithelkuppe am Vorderende eines 11 Stunden lang bestrahlten Tieres. 5 Tage nach Operation und Bestrahlung fixiert. (WINKEL, Obj. 5, Complanat 2.)

sind, daß man eine flache Epithelkuppe erkennen kann, wie ein Vergleich der Abb. 44 mit Abb. 42 zeigt (Kontrollen nach 2—3 Tagen). Im Bereich des im Wachstum befindlichen Gewebes (Vorderdarm und Kiemenkorbanlage) konnte ich abnorme Mitosen nur nach starken Strahlungsdosen (10—18 $^1/_2$ Stunden) auffinden. Ferner zeigten stark bestrahlte Tiere zu Beginn des Wachstums weniger Mitosen als Kontrolltiere auf demselben Stadium der Regeneration. Erst später trat eine zahlenmäßige Zunahme und damit eine Angleichung an die Verhältnisse bei unbestrahlten Tieren ein. Somit sind in der Phase des Wachstums die bestrahlten Tiere in ihrer Regeneration am weitesten zurück gegenüber Kontrolltieren, obwohl sie normale Mitosen enthalten. Bei schwächeren Dosen als 10 Stunden finden sich im Bezirk der Neubildung meist normale Mitosen. Das Regenerat wird allem Anschein nach aus gesundem Zellmaterial aufgebaut, soweit dies mög-

lich ist, d. h. solange die Strahlungsdosis nicht zu groß war. Diese Erscheinung entspricht den Befunden an Planarien.

Die eben geschilderten Verhältnisse gelten für den an den Kiemenkorb anschließenden Teil des Vorderdarmes und für den neuen Kiemenkorb selbst. Im Mesenchym des Tieres und in den Tropfenzellen finden sich deutliche Spuren der Strahlenwirkung, auch wenn im Regenerat nur normale Mitosen vorhanden sind. Die gesunden Zellelemente überwiegen jedoch, und die Degenerationserscheinungen sind bei weitem nicht so auffällig wie im Parenchym der Planarien. Degenerierende Zellen mit verklumptem Chromatin, deformierten Kernen, auch vereinzelte Riesenzellen liegen im Mesenchym. Daneben kommen auch normale Mitosen vor. Degenerierende Tropfenzellen scheinen sich nicht lange zu erhalten, sondern bald zu zerfallen, vielleicht werden sie auch als Nährmaterial aufgebraucht. Die abnormen Mitosen bzw. degenerierten Zellen kommen nach den hohen Bestrahlungszeiten (10 bis $13^1/_2$ Stunden) auch nach längerer Zeit (bis zu 16 Tagen) teils im Mesenchym, teils im Gebiet des neuen Kiemenkorbes vor (s. Abb. 45). Was die Menge der Tropfenzellen betrifft, so schien mir auf den älteren Stadien (10—16 Tage) der stark bestrahlten Tiere eine beträchtliche Abnahme eingetreten zu sein. Diese Tiere hatten ihre Regeneration vollkommen, wenn auch gegenüber den Kontrollen verspätet, durchgeführt. Vor allem enthielt das Mesenchym weniger Tropfenzellen, ebenso machte sich in den Stolonen ein gewisser Mangel bemerkbar. Schwächer bestrahlte Tiere zeigten diese Erscheinung nicht.



Abb. 45 *Clavelina lepadiformis* Abnorme Mitosen aus dem Regenerat eines 12 Stunden lang bestrahlten Tieres. 5 Tage nach Operation und Bestrahlung fixiert. Chromatin verklumpt. (ZEISS, Homog. Imm. 2mm, Komp.-Oc. 12)

Ergebnis: Radiumbestrahlung hat auf die Regeneration des Kiemenkorbes von *Clavelina lepadiformis* eine hemmende Wirkung zur Folge, indem sie Mitosen abnorm gestaltet und zur Degeneration der geschädigten Zellen führt. Der Kiemenkorb wird langsamer regeneriert wegen der geringeren Anzahl von normalen Mitosen in den Anfangsstadien der Regeneration und des Vorkommens abnormer Mitosen nach starken Strahlungsdosen. Das morphologische Bild der Strahlenwirkung ist dasselbe wie bei Planarien, jedoch überwiegen normale Zellen im Gewebe. Nach starken Dosen ist die Zahl der Tropfenzellen ebenfalls vermindert.

D. Allgemeines über die Versuche an Clavelina lepadiformis.

Die histologische Untersuchung hat in Übereinstimmung mit den Angaben von SPEK (1927) keine Anhaltspunkte für eine formative Rolle der Tropfenzellen bei der Regeneration des Kiemenkorbes geliefert. Ob dagegen der Kiemenkorb durch Auswachsen aus dem Vorderdarm entsteht, oder ob sich noch andere Organe bzw. Gewebe an seiner Bildung beteiligen, läßt sich nicht entscheiden. Den Tropfenzellen kann, trotzdem sie das Regenerat nicht aus sich aufbauen, ein indirekter Einfluß zukommen, indem sie für Substanzzufuhr zu sorgen haben; dies läßt sich aus dem Verbrauch von Tropfenzellen schließen, von denen die Vacuolen im Vorderdarm herrühren sollen. Ein Ersatz der Tropfenzellen allein durch die Mitosen der vorhandenen Zellen ist unwahrscheinlich, da Mitosen in ihnen relativ selten vorkommen.

Wenn ich somit auch wesentliche Punkte des Regenerationsverlaufes ungeklärt lassen muß, so läßt sich doch die Frage nach der geringeren Wirkung der Radiumstrahlen auf *Clavelina lepadiformis* bis zu einem gewissen Grade beantworten. Dafür, daß selbst so starke Strahlungsdosen wie 10 Stunden und mehr keine vollkommene Regenerationshemmung herbeiführen, können zwei Gründe maßgebend sein. 1. kann so viel Regenerationsmaterial vorhanden sein, daß der Verlust der geschädigten Zellen nicht stark ins Gewicht fällt. 2. kann der normale Regenerationsverlauf so sein, daß eine Bestrahlung nicht voll zur Wirkung kommen kann. Was den ersten Punkt anbetrifft, so kann für den Kiemenkorb keine Aussage gemacht werden, da die Herkunft des Regenerationsmaterials nicht fest steht. Bei Tropfenzellen ist wohl ersichtlich, daß sie wegen ihrer Menge Verluste bis zu einem gewissen Grad kompensieren können; dies kommt jedenfalls für die Regeneration der Stolonen in Betracht. Für den zweiten Grund lassen sich zuverlässigere Angaben machen. Wie oben dargelegt, kommen Mitosen allgemein seltener vor als bei Planarien, ferner fehlen sie auf den Anfangsstadien der Regeneration des Kiemenkorbes, sondern treten erst zu einer Zeit auf, wo bereits Differenzierungsvorgänge begonnen haben, wie Kiemenspaltenbildung und dergleichen, also gerade umgekehrt wie bei Planarien. Da nach den bisherigen Ergebnissen die Bestrahlung nur auf Mitosen schädigend einwirkt, so ist ersichtlich, warum ein geringerer Effekt eintreten muß, wenn Mitosen seltener sind. Bei Planarien ließ sich ferner eine stärkere Wirkung erzielen, wenn man die Tiere 1—3 Tage nach der Bestrahlung operierte. Es wird in diesem Fall das Regenerationsmaterial gründlicher erfaßt, wie oben dargelegt. Umgekehrt brachte eine Bestrahlung nach Operation um so geringere

Effekte, je größer die Zeitdifferenz zwischen Operation und Bestrahlung war. Wie erwähnt, konnte ich die entsprechenden Parallelversuche an *Clavelina* nicht durchführen. Nach den Ergebnissen der histologischen Untersuchung würde ich jedoch ein anderes Resultat für *Clavelina* erwarten, wenn man die Bestrahlung erst einige Tage nach Operation vornimmt, wenn bereits der erste Ansatz zur Kiemenkorbregeneration gemacht ist. Dann würde nämlich die Bestrahlung auf die Mitosen des wachsenden Regenerats einwirken und diese Zellen schädigen. Wahrscheinlich käme dann die Regeneration zu einem raschen Stillstand. Ein solches Ergebnis würde mit den SCHAPERschen Angaben über die Regeneration von *Triton*-Larven unter Radiumbestrahlung übereinstimmen (vgl. SCHAPER 1904). Damit ist selbstverständlich nichts ausgesagt über eine Behinderung der Differenzierungsvorgänge bei *Clavelina* durch die Strahlenwirkung, da eben Differenzierung und mitotische Vermehrung in diesem Fall miteinander verknüpft sind.

Zusammenfassung: Der Grund für die unvollkommene Hemmung der Regeneration bei *Clavelina* durch die Radiumbestrahlung liegt in erster Linie im späten Auftreten von Mitosen.

III. Vergleichendes über die Regeneration nach Radium- oder Röntgenbestrahlung.

Die Wirkung von Röntgenstrahlen auf die vegetative Vermehrung und die Regeneration von *Pelmatohydra* ist durch ZAWARZIN (1928) und STRELIN (1928) gemeinschaftlich untersucht; dabei hat auch die histologische Seite des Problems weitgehende Berücksichtigung erfahren. Danach üben Röntgenstrahlen sowohl eine stimulierende als auch eine hemmende Wirkung auf vegetative Vermehrung und Regeneration aus. Bei kleinen Strahlungsdosen überwiegt die Stimulationswirkung, bei stärkeren kommt die hemmende, schädigende Wirkung zum Vorschein. Die Wirkungen sind der Dosis proportional. Wie oben erwähnt, konnte keine Latenzzeit im morphologischen Sinn festgestellt werden. Herbsthydren waren widerstandsfähiger gegen die Strahlenwirkung als Sommerhydren, desgleichen ließen sich regenerierende Teilstücke nicht so weitgehend schädigen wie ganze Tiere. Die Strahlen wirken vorzugsweise auf die embryonalen I-Zellen (interstitielle Zellen) im Stadium der Mitose. Die Prophase ist am empfindlichsten. Sehr wichtig ist der Befund, daß die Beschleunigung der Regeneration auf einer rascheren Differenzierung der indifferenten I-Zellen infolge Stimulationswirkung beruht, nicht aber etwa auf einer Beschleunigung der Zellvermehrung; diese ist immer gehemmt. Eine Degeneration bestrahlter Hydren ist

die Folge der Funktionsstörung der I-Zellen. Einzelne Nester der I-Zellen können von der Strahlenwirkung verschont bleiben und dann eine nachträgliche Regeneration bewirken, wenn sie ihre Teilungsfähigkeit wieder hergestellt haben. Die Teilungen sind dann so lebhaft, daß es zu »übermäßiger Wiederherstellung« der Interstitialelemente kommen kann. Das Gesetz von BERGONIÉ und TRIBONDEAU wird durch die Versuche bestätigt. Wird die Operation erst einige Tage nach Bestrahlung vorgenommen, so läßt sich ein stärkerer Effekt erzielen, da inzwischen die I-Zellen zum größten Teil in differenzierte Zellen umgewandelt wurden und neues Regenerationsmaterial infolge der Bestrahlung nicht geliefert werden kann.

ZAWARZIN weist in seinen Schlußbemerkungen darauf hin, daß Protozoen stärkere Strahlungsdosen als *Hydra* und *Hydra* stärkere Dosen als höhere Tiere verträgt. Weiterhin sollen Protozoen deutliche Stimulationswirkung nach Bestrahlung zeigen, ebenso noch *Hydra*, während höheren Tieren dieser Effekt fehlen soll. Ich habe selbst eine Anzahl orientierender Versuche an *Hydra* ausgeführt und kann die Darlegungen ZAWARZINS bezüglich der Widerstandskraft bestätigen. Tatsächlich ist die Widerstandsfähigkeit um vieles größer als bei Planarien, desgleichen die Erholungsfähigkeit. Wenn ZAWARZIN bereits gewisse Unterschiede in der Reaktionsweise von Herbst- und Sommerhydren feststellen konnte, so zeigte bei meinen Versuchen die grüne *Chlorohydra viridissima* eine weit größere Widerstandsfähigkeit als *Pelmatohydra oligactis*. Es fiel mir außerdem auf, daß die Bestrahlung regelmäßig den Eintritt der Depression bei *Pelmatohydra* um 1—2 Tage gegenüber den unbestrahlten Tieren verzögerte (die Kulturen waren in Depressionsneigung!). Wahrscheinlich spielt hier die Umwandlung der indifferenten I-Zellen in differenziertes Gewebe eine wesentliche Rolle, da hiedurch gesundes, differenziertes Material in größeren Mengen geliefert wird, also die Depression nicht so rasch Platz greifen kann.

Über den Verlauf der Regeneration an *Triton*-Larven (Schwanz und Extremitäten) unter dem Einfluß von Radiumbestrahlung liegt eine Versuchsreihe von SCHAPER (1904) vor. Dabei ergab sich nach Ablauf von 6—7 Tagen ein vollkommener Stillstand der Regeneration, wenn die Operation sofort nach Ende der Bestrahlung erfolgte. Der erste Ansatz zur Regeneration verlief äußerlich normal. Erfolgte die Bestrahlung dagegen erst, nachdem kurze Regenerationsknospen entstanden waren (bei SCHAPERS Versuchen 6 Tage nach Operation), so tritt kurze Zeit nach Bestrahlung eine völlige Hemmung der Regeneration ein. SCHAPER schließt aus diesem Ergebnis auf eine beträchtliche

Verkürzung der Latenzzeit und auf das Bestehen von Empfindlichkeitsunterschieden des Regenerats auf seinen verschiedenen Entwicklungsphasen gegenüber der Strahlenwirkung. Ich habe oben zu erklären versucht, warum bei Planarien die umgekehrte Erscheinung eintreten muß. Um das Ergebnis an *Triton*-Larven zu erklären, muß der histologische Verlauf der normalen Regeneration bei *Triton* berücksichtigt werden. C. FRITSCH (1911) bespricht eingehend die Regenerationsvorgänge des Gliedmaßenskelets der Amphibien (Larve und erwachsenes Tier) und gibt eine Übersicht über die einschlägige Literatur. Es genügt, die wichtigsten Gesichtspunkte herauszugreifen. Der Wundverschluß erfolgt bei Larven ohne Zellteilungen; Mitosen treten in den Epithelzellen erst auf, wenn der Wundverschluß beendet ist (12 Stunden nach Operation noch keine Mitosen). Nach Verschluß der Wunde beginnt die Einschmelzung der Knorpelsubstanz der durchschnittenen Extremität durch die Tätigkeit der Leucocyten. Während dieser Prozeß vor sich geht, treten am vorderen Ende des Amputationsstumpfes Zellen von embryonalem Charakter auf, welche sich intensiv vermehren. Es finden sich zahlreiche Mitosen in diesen sogenannten »Blastemzellen«. Ihre Herkunft ist nicht sichergestellt, äußerlich ähneln sie den rundkernigen Leucocyten, vielleicht entstehen sie aus dem Mesenchym. Die mitotische Vermehrung der »Blastemzellen« hält relativ lange Zeit an (15 Tage nach Operation noch Teilungen), Differenzierungsvorgänge setzen erst später ein (Bildung neuer Knorpelsubstanz). Eine Bestrahlung, die erfolgt, wenn äußerlich eine Regenerationsknospe erkennbar ist, trifft also das Regenerat in der Phase seiner lebhaftesten mitotischen Vermehrung. Differenzierungsvorgänge kommen überhaupt noch nicht vor. Es ist deshalb ein rascher Stillstand der Vermehrung und damit der Regeneration nach starken Dosen, wie SCHAPER sie verwandt hat, zu erwarten. Bei Operation direkt nach Bestrahlung liegen dieselben Verhältnisse vor wie bei den Planarien.

Demnach ergibt sich jetzt folgendes Bild über die Wirkung von Radium- bzw. Röntgenstrahlen auf Regenerationsvorgänge:

1. *Hydra*: Die Bestrahlung wirkt auf die I-Zellen einerseits stimulierend — Differenzierung, andererseits hemmend — Störung der Vermehrungsfunktion und Degeneration. Unvollkommene Hemmung der Regeneration, wenn Bestrahlung und Operation zu gleicher Zeit erfolgen, weil sich dann die I-Zellen in Richtung eines Regenerats differenzieren (ohne Zellvermehrung), ferner wegen der großen Anzahl von I-Zellen, die als Regenerationsmaterial zur Verfügung stehen. Vollkommene Hemmung der Regeneration, wenn die Operation nach Be-

strahlung erfolgt, weil dann die I-Zellen bereits differenziert sind und neue zur Regeneration nicht zur Verfügung stehen. Im ganzen relativ große Widerstandsfähigkeit gegen Bestrahlung.

2. Planarien: Die Bestrahlung wirkt auf die Regenerationszellen hemmend ein — Störung der Vermehrungsfunktion und Degeneration. Stimulationswirkung nicht beobachtet. Es ergibt sich eine geringere Widerstandsfähigkeit gegen Bestrahlung als bei *Hydra*, weil der Regenerationsvorgang unter überwiegender Beteiligung von Mitosen abläuft, vor allem in seinen ersten Phasen, ferner weil Regenerationszellen nicht in so großer Menge wie I-Zellen bei *Hydra* vorhanden sind. Die stärkere Wirkung, wenn die Operation nach Bestrahlung erfolgt, rührt von einer vollständigeren Erfassung des Regenerationsmaterials durch die Bestrahlung her, indem auch die durch Dedifferenzierung entstehenden Regenerationszellen geschädigt werden. Unvollkommene Hemmung, wenn die Bestrahlung nach Operation erfolgt, weil mit zunehmender Größe des Regenerats Differenzierungsvorgänge überwiegen. Im ganzen geringe Widerstandsfähigkeit gegen Bestrahlung.

3. *Clavelina*: Die Bestrahlung wirkt hemmend auf die Vermehrung teilungsfähiger Zellen ein (Tropfenzellen und andere undifferenzierte Zellen). Größere Widerstandsfähigkeit gegen Bestrahlung als Planarien, weil der Regenerationsvorgang unter geringerer Beteiligung von Mitosen abläuft, besonders in seinen ersten Phasen, ferner wegen der großen Menge von Tropfenzellen (kommt nur für die Prozesse in Frage, an denen sie formativ beteiligt sind). Aus diesen Gründen unvollkommene Hemmung der Regeneration, wenn Operation und Bestrahlung zusammenfallen. Voraussichtlich vollkommene Hemmung, wenn Bestrahlung nach Operation erfolgt (umgekehrt wie bei Planarien), da dann Mitosen gestört werden. Stimulationswirkung nicht beobachtet. Im ganzen relativ widerstandsfähig gegen Bestrahlung.

4. *Triton*: Die Bestrahlung wirkt auf die Blastemzellen hemmend ein — Störung der Vermehrungsfunktion und Degeneration. Stimulationswirkung nicht beobachtet. Es ergibt sich wie bei Planarien eine geringe Widerstandsfähigkeit gegen Bestrahlung, weil der Regenerationsvorgang unter überwiegender Beteiligung von Mitosen abläuft. Vollkommene Hemmung der Regeneration, wenn die Bestrahlung mehrere Tage nach Operation erfolgt, da das Regenerat sich zu dieser Zeit in lebhafter mitotischer Vermehrung befindet. Im ganzen geringe Widerstandsfähigkeit gegen Bestrahlung.

Literaturverzeichnis.

ALBERTI, W. und POLITZER, G., 1923/1924: Über den Einfluß der Röntgenstrahlen auf die Zellteilung. I und II. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 100 und 103.

BARDEEN and BAETJER, 1904: Inhibitive action of the Roentgenrays regeneration. Journ. of Exp. Zool. Bd. 1.

BARTSCH, O., 1923: Die Histogenese der Planarienregenerate. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 99.

BERNINGER, J., 1911: Die Einwirkung des Hungers auf Planarien. Zool. Jahrb. (Phys. Abt.). Bd. 30.

CHILD, 1915: Senescence and rejuvenescence. Chicago (nach KORSCHELT angeführt).

CONGDON, E. D., 1912: Effects of the Beta-rays of Radium upon the Growth within the egg of the Fly Drosophyla ampelophila and upon the regeneration of the Hydroid Tubularia crocea. Bull. of Mus. of Comp. Zool. Harv. Vol. 53, Nr. 7.

CURTIS, W. C. and J. HICKMAN, 1926: Effects of X-rays and Radium upon regeneration in planarians. Anatom. Rec. 34.

— and R. A. RITTER, 1927: Further studies upon the effects of X-rays on regeneration. Anatom. Rec. 37.

DRIESCH, H., 1902: Über ein neues harmonisch-äquipotentielles System und über solche Systeme überhaupt. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 14.

— 1902: Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 6. Die Restitutionen der Clavelina lepadiformis. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 14.

— 1905: Skizzen zur Restitutionslehre. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 20.

FRITSCH, C., 1911: Experimentelle Studien über Regenerationsvorgänge des Gliedmaßenskelets der Amphibien. Zool. Jahrb. (Phys. Abt.). Bd. 30.

HEIN, CH., 1928: Zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den Rhabdocölen. Mit Angaben über den feineren Bau und die Lebensäußerungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 130.

HERTWIG, G., 1920: Das Strahlenexperiment in der Biologie. Strahlentherapie. Bd. 11.

— O., 1911: Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 77.

— P., 1927: Partielle Keimesschädigungen durch Radium und Röntgenstrahlen. BAUER, Handbuch der Vererbungslehre. Bd. 3.

HIRSCHLER, J., 1914: Restitutions- und Involutions vorgängebei Ciona. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 85.

HOLTHUSEN, H., 1920: Beiträge zur Biologie der Strahlenwirkung. Untersuchungen an Ascarideneiern. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 187.

KERB, H., 1908: Biologische Beiträge zur Überwinterung der Ascidien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 72.

KORSCHELT, 1927: Regeneration und Transplantation. 1. Regeneration. Berlin.

LANG, P., 1912: Regeneration bei Planarien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 79.

LEVY, O., 1906: Mikroskopische Untersuchungen zu Experimenten über den Einfluß der Radiumstrahlen auf embryonale und regenerative Entwicklung. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 21.

LOEB, J., 1891/1892: Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. II. Organbildung und Wachstum. Würzburg.

MINGAZZINI, P., 1891: Sulla rigenerazione nei Tunicati. Bollettina della Società di Naturalisti in Napoli. Vol. 5.

PERTHES, 1904: Versuche über den Einfluß der Röntgenstrahlen und Radiumstrahlen auf die Zellteilung. Deutsche mediz. Wochenschrift. Bd. 30.

PINCUSSEN, 1921: Biologische Lichtwirkungen, ihre physikalischen und chemischen Grundlagen. Ergebnisse der Physiologie. Bd. 19.

RUPPERT, 1924: Empfindlichkeitsänderungen des Ascariseies auf verschiedenen Stadien der Entwicklung gegenüber Einwirkung ultravioletter Strahlen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 123.

SCHAPER, 1904: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Radiumstrahlen auf embryonale und regenerative Entwicklungsvorgänge. Anat. Anz. Bd. 25.

SCHAXEL, J., 1914: Rückbildung und Auffrischung tierischer Gewebe. Verhandl. der deutschen zool. Gesellschaft. 24. Jahresvers.

SCHULTZ, E., 1907: Reduktion und Regeneration des Kiemenkorbes bei Clavelina. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 24.

SCHULTZE, L., 1899: Die Regeneration des Ganglions von Ciona intestinalis und über das Verhältnis der Regeneration und Knospung zur Keimblätterlehre. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 33.

SCHULZE, P., 1918: Die Bedeutung der interstitiellen Zellen für die Lebensvorgänge bei Hydra. Sonderabdr. aus d. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin. Jahrg. 1918, Nr. 7.

SEELIGER, O., 1882: Eibildung und Knospung von Clavelina lepadiformis. Sitzungsberichte d. Akademie Wien. Mathem.-naturwiss. Klasse. Bd. 85.

— 1893—1911: Tunicata. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 3. Suppl.

SEIDE, J., 1925: Zur Kenntnis der biologischen Strahlenwirkung am Ascarisei mit ultravioletten, Röntgen- und Radiumstrahlen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 124.

— 1926: Versuche zur biologischen Strahlenwirkung an Hydatina senta EHRBG. Zool. Anz. Bd. 69.

SPEK, J., 1927: Über die Winterknospenentwicklung, Regeneration und Reduktion bei Clavelina lepadiformis und die Bedeutung besonderer »omnipotenter« Zellelemente für diese Vorgänge. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 111.

STEINMANN, P., 1908: Das Verhalten des Verdauungssystems bei der Regeneration der Tricladen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 25.

— 1925: Das Verhalten der Zellen und Gewebe im regenerierenden Tricladenkörper. Verh. Nat. Ges. Basel. Bd. 36.

— 1926: Prospektive Analyse von Restitutionsvorgängen. 1. Teil: Die Vorgänge in den Zellen, Geweben und Organen während der Restitution von Planarienfragmenten. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 103.

— und BRESSLAU, E., 1913: Die Strudelwürmer (Turbellaria). Leipzig.

STEVENS, N. M., 1907: A histological study of Regeneration in Planaria simplicissima, Planaria maculata and Planaria morgani. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 24.

— 1909: Regeneration in Planaria simplicissima and Planaria morgani. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 27.

STOPPENBRINK, 1905: Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Tricladen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 79.

STRELIN, G. S., 1928: Röntgenologische Untersuchungen an Hydren. II. Die histologischen Veränderungen im Körperbau von Pelmatohydra oligactis unter der Wirkung der Röntgenstrahlen und ihre Bedeutung fur die Regeneration und Vermehrung. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 115.

ZAWARZIN, 1928: Röntgenologische Untersuchungen an Hydren. I. Die Wirkung der Röntgenstrahlen auf die Vermehrung und Regeneration bei Pelmatohydra oligactis. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 115.

Erklärung der Abkürzungen an den Abbildungen.

Auftr, Auftreibung;
Bl, Blaschen;
Da, Darm;
Deg Z, degenerierende Zellen;
do, Dorsalansicht;
Ep, Körperepithel;
Ep K, Epithelkuppe;
F R, Flimmerrinne;
G, Gehirn;
H, Herz;
K, Kontrolltier;
K S, Kiemenspalte;
Ki K, Kiemenkorb;
Mes, Mesenchym;
Mit, Mitose;
N K, normaler Kern;
N Pa, normales Parenchym;
Pa, Parenchym;
Ph, Pharynx;
Ph L, Pharynxlumen;
Ph Oe, Pharynxoffnung;
Ph T, Pharynxtasche;
Pig, Pigment;
Pr, Peribranchialraum;
R Da: regenerierender Darm;
R K, Regenerationskegel;
R Ph, regenerierender Pharynx;
R Z, Regenerationszelle;
St, Stolo;
T, Tunica;
Tr Z, Tropfenzellen;
V, Versuchstier;
ve, Ventralansicht.

Die Hautschuppen der Anamnia.

Von

Prof. **D. Tretjakoff** (Odessa).

Mit 8 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Zugleich mit der Ausdehnung phylogenetischer Betrachtungen auf das Gebiet der vergleichend-anatomischen Untersuchungen entwickelte sich auch die Lehre von der Homologie der Schuppen der Anamnia. Eine konsequente Ausführung dieses Gedankens finden wir schon im Handbuch von GEGENBAUR. Die tatsächliche Grundlage für die GEGENBAURsche Anschauung lieferten hauptsächlich die Untersuchungen von O. HERTWIG und von KLAATSCH. Diese Anschauung war bis zur letzten Zeit maßgebend, und die Verfasser anderer Hand- und Lehrbücher der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere wiederholten die GEGENBAURsche Lehre mit unwesentlichen Modifikationen.

Die Anfangszustände der Schuppenausbildung erblickte GEGENBAUR in den Placoidorganen der Selachier. Die Ganoidschuppen der Crossopterygier sind seiner Meinung nach den Placoidorganen vollkommen homolog, sie sind auch in ebensolche diagonale Reihen geordnet wie die Placoidschuppen der Selachier. Die Ganoidschuppen stellen auf den niedersten Stufen (*Acanthodes*) sehr kleine und quadratische Plättchen vor, die schon bei den meisten Ganoidfischen eine rhomboidale Form erlangen und, durch bedeutende Größe ausgezeichnet, in dichtem Anschluß aneinander einen Hautpanzer bilden.

Die untere, basale Schicht der Ganoidschuppe entspricht nach GEGENBAUR der Basalplatte der Placoidschuppe, ihre Ganoinschicht sei ein verändertes Zahnbein. Bei jungen Crossopterygiern erscheinen an der Schuppe schmelztragende, mit einer Pulpa versehene Zähnchen; sie gehen später verloren, doch sollen sich bedeutende Reste von ihnen als Höcker und Vorsprünge an den Schuppen der erwachsenen Fische erhalten haben, diese Schuppen bezeugen durch die in ihnen fortbe-

stehende Pulpahöhle und Zahnbeinstruktur ihre Abstammung. Bei den Ganoiden fällt der Schwerpunkt auf die Basalplatte, die sogar früher als »der Spitzenteil« zum Liegen kommt. Die Basalschicht der Ganoidschuppe sei nicht aus der Verbindung einzelner Basalplatten der Selachierschuppen hervorgegangen, sondern sei einer einzigen Basalplatte homodynam, denn beim *Lepidosteus* ist die Ganoidschuppe von einem Kanal durchsetzt, welcher der Pulpahöhle des Placoidorgans homolog sei. Bei den Stören besteht, wie GEGENBAUR meint, schon eine Rückbildung der Schuppe, insofern sie keine Ganoinschicht mehr enthält. Die Basallage der Ganoidschuppe bildet sich bei den Stören zu einer mächtigen Platte aus, und die Schuppen sind, ihrem Umfang nach, sehr verschiedenartig differenziert.

Das Vorhandensein von Hautzähnchen, die mit Zahnbein und Schmelzüberzug ausgestattet sind, bei Panzerwelsen, soll die Abstammung der Teleostierschuppen von den Placoidschuppen erweisen. Die Selbstständigkeit der Genese, die sich bei der Entwicklung der Zähnchen und der Teleostierschuppe bemerken läßt, erinnert an die gleiche Eigentümlichkeit im Entwicklungsgang der Ganoidschuppe. Die Zähnchen an der Schuppe der Panzerwelse tragen aber zum Aufbau der Schuppe schon nicht mehr bei. Bei den übrigen Teleostiern kommen Zähne überhaupt nicht zur Anlage, aber das Gewebe, welches das Zahnbein der Zähnchen geliefert hatte, beteiligt sich dennoch am Aufbau der Schuppe, wenn es auch nicht mehr Zahnbein im strengen Sinn des Wortes ist, was es hervorbringt.

In der typischen Teleostierschuppe sind zwei Schichten differenter Abstammung unterscheidbar. Die oberflächliche entspricht dem Ganoin und damit gleichzeitig auch der oberflächlichen Schicht der Basalplatte der Placoidschuppe. Die basale Schicht der Teleostierschuppe ist dagegen nach der GEGENBAURschen Meinung ein neuer Erwerb; GEGENBAUR äußert aber zugleich die Annahme, daß sie auch der Basallage der Ganoidschuppe sowie der Basalplatte des Placoidorgans entsprechen könne.

Bei *Amia* können wir den Übergang von den Rhombenschuppen der ausgestorbenen *Amia*-Arten zu der Cycloidschuppe der lebenden Form beobachten. Die letztere besitzt schon eine oberflächliche Lage oder Deckschicht mit Knochenzellen. Die Basallage ist lamellär, aus sclerotisiertem Bindegewebe entstanden, und schließt in ihrer untersten Zone ebenfalls Knochenzellen ein. Längs der Seitenlinie erfahren die Schuppen der Ganoiden und der Teleostier eine Umgestaltung, indem sie hier zur Aufnahme der Seitenlinienorgane dienen: sie sind durch-

bohrt. Bei den Teleostiern wird die Schuppenöffnung von einer Knochenlamelle überdeckt. GEGENBAUR neigte zur Ansicht, daß diese Struktur der Schuppen an der Seitenlinie durch die Concrescenz von zwei Schuppen herbeigeführt worden sei.

Bei den *Dipnoi* bewahrt die Schuppe einen ähnlichen Bau, wie bei den Teleostiern, schließt sich aber in ihrer feineren Struktur älteren Formen an. Unter den Amphibien besaßen die Stegocephalen eine reiche Schuppenbedeckung, bei den lebenden Amphibien sind Überreste der Beschuppung nur noch bei einigen Gymnophionen erhalten geblieben. Die Schuppen liegen bei letzteren aber nicht an der Oberfläche des Körpers, sondern in Taschen, welche den hinteren Abschnitt des Hautringes einnehmen. In diesen Schuppen lassen sich, wie in den Teleostierschuppen, zwei Lagen unterscheiden.

Diese GEGENBAURsche Lehre von den Schuppen der Anamnia fußte auf den Untersuchungen von AGASSIZ, W. G. WILLIAMSON, LEYDIG, REISSNER, SARASIN und, wie schon oben erwähnt, hauptsächlich auf den Arbeiten von O. HERTWIG und KLAATSCH; in theoretischer Hinsicht war der Boden für sie durch die Erörterungen von O. HERTWIG vorbereitet. Spätere Untersuchungen lieferten aber Ergebnisse, die in den Rahmen der GEGENBAURschen Lehre nicht mehr paßten. VAN KAMPEN (6) versuchte, die Phylogenie der Anamniaschuppen folgendermaßen darzustellen. Er spricht hinsichtlich der Homologie der Schuppen bei den Teleostomen keinen Zweifel aus, bemerkt aber, beeinflußt durch die Ansichten von WILLIAMSON und von GOODRICH, daß die Frage, inwieweit die Schuppen der Teleostomen den Placoidschuppen der Selachier homolog sind, nicht mit Sicherheit zu beantworten sei. Nach VAN KAMPENS Meinung ist es wenig wahrscheinlich, daß die Schuppen der Crossopterygier und der Panzerwelse, mit ihren sekundär ausgewachsenen Zähnchen, auf dem Wege einer Verschmelzung einzelner Placoidschuppen entstanden sind. Die Basalplatte einer echten Placoidschuppe ist stets nur im Verbande mit einem Zahn verknöchert und kommt niemals davon getrennt vor. Wahrscheinlich ist für VAN KAMPEN dann auch die Vorstellung, daß die Placoidschuppen und die Schuppen der *Holostei* zwei ganz verschiedene Dinge seien, die unabhängig voneinander entstanden sind. Nicht ausgeschlossen ist für ihn auch eine zwischen diesen beiden Auffassungen stehende Lösung der Frage: die Schuppenplatte und die Zähnchen von *Lepidosteus*, *Polypterus* und der Panzerwelse sind jedes für sich durch die Reduktion vollständiger Placoidschuppen entstanden. Die Schuppenplatte soll dann eine Placoidschuppe ohne Zähne, die Zähne-Placoidschuppen mit unentwickelter

Basalplatte vorstellen. Die Vereinigung beider würde dann ein sekundärer Zustand sein. Die Bildung der Ganoinlage durch die Osteoblasten des Coriums läßt mit Sicherheit einen Vergleich mit dem Schmelz ausschließen. Vom Zahnbein unterscheidet sich das Ganoin durch das Fehlen von Zahnkanälchen. Isopedin, die Substanz der unteren Schuppenlage der Crossopterygier, schließt verkalkte Bindegewebsteile ein und besitzt Knochenzellen. Beim *Lepidosteus* sind feine Zahnkanälchen vorhanden, die von jenen Osteoblasten ausgehend ins Isopedin hineinziehen und längs der Unterseite der Schuppe angeordnet sind. Beide Lagen werden weiterhin von weiten HAVERSschen Kanälen durchbohrt, die sich dann weiter in die Pulpahöhle der Hautzähne fortsetzen.

Beim *Polypterus* liegt zwischen dem Ganoin und dem Isopedin noch eine dritte Lage, welche wieder aus einer anderen Art von Knochengewebe besteht: man hat sie als Cosminschicht bezeichnet. Bei den ausgestorbenen Crossopterygiern war das Cosmin besonders stark ausgebildet. Für Cosmin sind die gestreckten verzweigten Enden der in Bündeln nebeneinander stehenden Zahnbeinkanälchen sehr bezeichnend. Die Osteoblasten, welche ihre Ausläufer in diese Kanäle entsenden, liegen nicht an der Oberfläche der Schuppe, sondern in Höhlen, die mit den HAVERSschen Kanälen zusammenhängen. Diese Höhlen gleichen den Pulpahöhlen der Placoidschuppen. Für die frühere Auffassung, daß die Cosminlage durch Verschmelzung von Hautzähnen entstanden sei, liegt aber nach VAN KAMPEN kein Grund vor, und das Vorkommen freier Hautzähnchen bei *Polypterus* ist damit nicht in Übereinstimmung zu bringen. Die Schuppe der *Chondrostei* entspricht wahrscheinlich der Isopedinlage der Crossopterygierschuppe; die gleiche Substanz kehrt in den Schuppen der recenten *Dipnoi* wieder; bei den paläozoischen Lungenfischen war ebenfalls eine Cosminschicht vorhanden. Die Deckschicht in der Schuppe von *Neoceratodus* ist vom Cosmin abzuleiten; sie ist nach der Ansicht VAN KAMPENS mit der Deckschicht der Schuppen von *Amia* und Teleostiern nicht zu vergleichen. Tatsächliche Befunde, auf welchen die oben mitgeteilte Auffassung basiert, sind in den Untersuchungen von GOODRICH (1) zu finden.

Die WILLIAMSON-GOODRICHsche Lehre fand weiter einige Unterstützung in den Untersuchungen von JACOBSHAGEN (4), der zufolge seiner Beobachtungen über die Mikrostruktur der Placoidorgane zur Überzeugung gelangte, daß die Basalplatte dieser Organe aus keinem Knochengewebe bestehe, und daß die Placoidorgane der Selachier ebenso wie ihre Kieferzähne nur Schmelz und Zahnbein enthalten.

SEWERTZOFF ist nach seinen neuen Untersuchungen über die Entwicklung der Ganoidschuppen (8, 9, 10, 11) ebenfalls ein Anhänger der WILLIAMSON-GOODRICHschen Ansicht geworden. Er stellte fest, daß die Schuppenanlage in der Form einer mit einem Längskiel ausgestatteten Knochenplatte entsteht. Der Seitenlinienkanal verläuft in Nachbarschaft mit den Anlagen der Seitenlinienschuppen oberhalb des Kiels. Der Schuppenkanal, innerhalb dessen der Seitenlinienkanal verläuft, kommt durch eine Umbiegung des Kiels und seiner Verbindung mit dem Schuppenrand zustande. Auf die gleiche Weise entsteht der Schuppenkanal bei allen Fischen außer den Selachiern, bei welchen der Seitenlinienkanal immer proximal von der Schuppe, an ihrer Unterseite, verläuft. Diese topographischen Beziehungen der Seitenlinienschuppen zu den Seitenlinienorganen sind nach SEWERTZOFFS Ansicht sehr wichtig und für das Verständnis der Schuppenphylogenie von großer Bedeutung. Sie sind mit der Vorstellung über die Abstammung der Schuppen der *Teleostomi* von den Placoidorganen der Selachier nicht in Übereinstimmung zu bringen. Weitere Beweise für die Richtigkeit der WILLIAMSON-GOODRICHschen Lehre findet SEWERTZOFF (11) im Schuppenbau beim *Polypterus*. Bei diesem Ganoiden wird die Schuppe innerhalb der Haut proximal vom subepithelialen Blutgefäßnetz angelegt und nähert sich von hier aus allmählich dem Hauptepithel. Nach der Lehre von HERTWIG und GEGENBAUR müßte man ganz andere topographische Beziehungen der Schuppenanlage zum Blutgefäßnetz erwarten.

Beim *Polypterus* ist das Cosmin nach den früheren Angaben an der äußeren Schuppenseite von einer Ganoinschicht bedeckt, was das Verständnis der Bildungsweise des Cosmins in hohem Maße erschwert. Soweit das Ganoin kein Zahnbein ist, ist auch die Dentinnatur des Cosmins, nach meiner Meinung, zweifelhaft. Schon GOODRICH bemerkte bei einigen ausgestorbenen Ganoiden Cosminschichten in der Tiefe der Schuppe mit Ganoinschichten untermengt und mußte, um eine solche Anordnung des Cosmins zu erklären, seine »periodische Ausbildung« heranziehen. Dabei war aber die Annahme unumgänglich, daß jedesmal bei der Cosminausbildung die Schuppenoberfläche in eine Verbindung mit dem Hautepithel treten mußte, und daß das zur Entwicklung der dentinähnlichen Struktur notwendige Schmelzorgan periodisch auftreten und schwinden mußte. SEWERTZOFF fand Cosminlagen zwischen den Ganoinschichten im Basalglied des dorsalen Flossenstrahles beim *Polypterus* und war nicht imstande, den Entwicklungsgang des Cosmins klarzustellen. Das Ganoin entsteht beim *Polypterus* nach SEWERTZOFF ganz unzweifelhaft nur als Produkt der Tätigkeit meso-

dermaler Zellen. Die Placoidzähnchen treten dabei ganz selbständig unter dem Epithel auf und erst nachdem die Oberfläche der Ganoinschicht bis zur Hautoberfläche gelangt ist. Nach SEWERTZOFF entstehen die Schuppen der Ganoidfische, Teleostier und Dipnoer überhaupt ohne Zusammenhang mit den Placoidanlagen und Placoidorganen der Selachier.

Man könnte also denken, daß die HERTWIG-GEGENBAURsche Lehre von der Homologie der Schuppen bei den Fischen abgetan sei. Doch sind die neuen Ansichten über die Phylogenie der Fischschuppen noch lange nicht in der Weise systematisiert, daß sie als eine gut begründete neue Lehre zu betrachten wären. Bei meinen Untersuchungen über die Placoidorgane (19), die Schuppen der Störe (21) und der Teleostier (14, 17) ergaben sich Feststellungen, die von den Angaben der oben genannten Forscher abweichen und meiner Meinung nach dennoch der Feststellung der phylogenetischen Beziehungen des Schuppenkleides der *Anamnia* dienen können. Diese Untersuchungen beziehen sich auf die Mikrostruktur der Schuppen. Ich (21) hatte, unterstützt von der freundlichen Mitarbeit von Frl. CHINKUS, die Möglichkeit, zu beweisen, daß im Bau der basalen Lage der Schuppen bei den Selachiern, Ganoiden und Teleostiern die gleichen Eigentümlichkeiten zu bemerken sind wie im Bau der Endoskeletknochen. In beiden Fällen zeigt das Knochengewebe ein Aussehen, welches eigentlich dem Zahnbein eigen ist. In Wirklichkeit handelt es sich um Knochengewebe mit unverkalkten SHARPEYschen Fasern. In manchen Fällen verlaufen diese Fasern genau so parallel zueinander wie die Kanälchen im Zahnbein. Ich bezeichnete diese Abart des Knochengewebes als Pseudodentin. Durch das Verkalken der SHARPEYschen Fasern kann die Pseudodentinstruktur maskiert werden: man kann sie dann nur mittels eines Studiums der Übergangsstadien oder unter Zuhifenahme von spezifischer technischer Behandlung des Materials aufdecken. Die Pseudodentinstruktur der Basalplatte in den Placoidschuppen der Selachier gab die Grundlage ab für die Behauptung JACOBSHAGENS über das Fehlen von Knochengewebe in diesen Schuppen. Die Pseudodentinstruktur äußert sich vollkommen deutlich nur in Schuppen mit vergrößerter Basalplatte, z. B. in den großen Schuppen von *Raja*. Stellenweise sind auch in den großen Schuppen die SHARPEYschen Fasern unverkalkt, in den kleinen Schuppen trifft man meistens verkalkte Fasern an, und deshalb ist in ihnen die Pseudodentinstruktur maskiert. Insofern die Basalplatte der Placoidschuppe die gleiche Mikrostruktur zeigt, wie die Basallage der Ganoid- und Teleostierschuppe, dürfen wir die Homologie der Schuppen

der genannten Fische keinesfalls so fest verneinen, wie das neuerdings üblich geworden ist. Ich gelangte weiter zur Überzeugung, daß die Cosminschicht gar kein Zahnbein ist, sondern ein Knochengewebe mit einer Pseudodentinstruktur vorstellt. Bei einer solchen Betrachtungsweise wird die Überdeckung des Cosmins durch eine Ganoinschicht oder die Aufeinanderfolge von Cosmin- und Ganoinschichten leicht begreiflich, und eine Hypothese hinsichtlich einer periodischen Verbindung der Schuppe mit dem Hautepithel wird überflüssig. Da die neueren Forscher keinerlei Beziehung zwischen Ganoin und Dentin anerkennen, liegt meiner Meinung nach kein Grund vor, das Ganoin für eine Hartsubstanz anzusehen, die sich scharf von der Substanz der Deckschicht der Teleostierschuppe unterscheidet. Das rein äußerliche Merkmal, der schmelzartige Glanz der Ganoinoberfläche, ist an und für sich noch kein Grund für die Annahme einer Specifizität des Ganoins. Die Unterschiede im Glanz des Ganoins und der Deckschicht der Teleostierschuppe können durch die Art der Verkalkung bedingt sein.

Ich muß endlich betonen, daß bei phylogenetischen Betrachtungen dem Pulpagewebe der Placoidschuppen zu wenig Beachtung gewidmet worden ist. Meine Untersuchungen zeigten, daß es möglich ist, Pulpareste auch an den Schuppen der Teleostier herauszufinden, wenn letztere auch keine Dentingebilde mehr tragen. Das Pulpagewebe in den Zähnen und in den Schuppen der Selachier besitzt, wie meine Untersuchungen zeigten, die Eigenschaften eines basophilen Gallertgewebes (Tretjakoff 18), und die gleichen Eigenschaften lassen sich im Pulpagewebe der Säugerzähne nachweisen. Ich fand aber basophiles Gallertgewebe auch innerhalb des Coriums bei Fischen und Amphibien. Man könnte also denken, daß dieses Gewebe in irgendwelchen phylogenetischen Beziehungen zur Pulpa der Placoidschuppen steht.

Eine neue Richtung in der Untersuchung der Phylogenie des Schuppenkleids der Fische weist die letzte paläontologische Arbeit von Stensiö (13). Durch den Nachweis, daß die obersilurischen und unterdevonischen *Anaspida*, *Osteostraci* und *Heterostraci* eine deutliche Verwandtschaft mit den jetzt lebenden Cyclostomen besitzen, ergab sich die Notwendigkeit der Annahme, daß Knochengewebe schon den gemeinsamen Ahnen der Cyclostomen und Gnathostomen eigen war. Nun schreibt Stensiö einigen Hartgebilden der oben genannten ausgestorbenen Cyclostomen auch eine Dentinstruktur zu. Die Placoidorgane der Selachier sind also nicht die ältesten Hartgebilde bei den Wirbeltieren. Folgerichtig müßte man sich vorstellen, daß bei den Vorfahren der gepanzerten Cyclostomen und Selachier ursprüngliche harte Hautgebilde vorhanden

waren, die sich nur später in die typischen Placoidorgane verwandelt haben. Es besteht somit gegenwärtig keine Veranlassung, die Schuppen der übrigen Fische unbedingt von den Placoidorganen abzuleiten. Wir können in diesen Schuppen Derivate der ursprünglichen Cyclostomenschuppen erblicken und nur von einer parallelen Richtung in der Evolution der Schuppen der Selachier und der übrigen Fische sprechen. Was die Andeutungen einer Dentinstruktur bei ausgestorbenen Cyclostomen anbelangt, so müßten weitere paläontologische Untersuchungen zeigen, ob hier tatsächlich Zahnbein oder eher Cosmin bzw. Pseudodentin vorliegt. Auf Grund der Angaben von STENSIÖ über die Knochengebilde der Cephalaspiden habe ich schon anderwärts die Vermutung ausgesprochen, daß die oberflächliche Panzerschicht dieser Cyclostomen eher Pseudodentin als ein Zahnbein ist. In letzter Zeit habe ich meine früheren Beobachtungen durch die Untersuchung der Schuppen von *Lepidosteus* und *Neoceratodus* vervollständigt. Da in der Frage der Schuppenphylogenie der Vorstellung von der Pseudodentinstruktur eine wichtige Bedeutung zukommt, widmete auch ich meine Aufmerksamkeit dem Studium der Beziehungen der eigentlichen Knochenschilder von *Bothus maeoticus*, in welchen die Pseudodentinstruktur sehr deutlich ausgeprägt ist, zu den typischen Schuppen und speziell zu den Schuppen anderer Pleuronectiden.

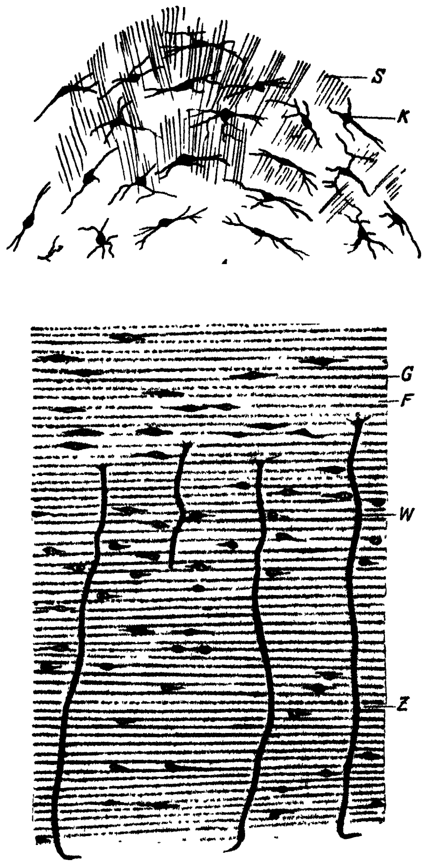
Zwecks des Vergleiches der Teleostier- und Dipnoerschuppen habe ich meine Beobachtungen an den Plectognathenschuppen einer Revision unterzogen und will hier die Schilder des *Ostracion* als eine höchst differenzierte Teleostierschuppe beschreiben.

Die Schuppen von Lepidosteus.

In der Schuppe von *Lepidosteus* hat WILLIAMSON (24) außer breiteren Kanälen, die er für HAVERSsche Kanäle ansah, noch feinere Kanälchen beschrieben. Diese durchbohren die untere Schuppenfläche und dringen nach oben, gelangen aber nicht bis zur Ganoinschicht und endigen noch innerhalb des Isopedins mit äußerst feinen und kurzen Verzweigungen. Außer diesen Endästchen sind meistens keine Seitenäste vorhanden, und jedes Kanälchen zeigt auf seinem ganzen Verlauf die gleiche Breite. In dieser Beziehung unterscheiden sie sich ganz deutlich von den Dentinkanälchen. O. HERTWIG behauptete aber, daß die Kanälchen in der Schuppe von *Lepidosteus* echte Dentinkanälchen seien, und daß in den Kanälchenöffnungen Odontoblasten eingeschlossen seien. Andererseits meint KLAATSCH (7), daß diese Zellen in den Kanälchen Knochenzellen seien, die Kanälchen also kaum Dentinkanälchen

sein könnten. VAN KAMPEN (6) schließt sich HERTWIG an und spricht von Zahnkanälchen, welche von den die untere Schuppenseite bedeckenden Osteoblasten aus sich in das Isopedin hinein erstrecken.

Mir standen zur Verfügung in Formalin fixierte und trockene *Lepidosteus*-Schuppen aus dem hiesigen Museum für vergleichende Anatomie. Die trockenen Schuppen von einem jungen *Lepidosteus* kann man in toto in Canadabalsam einbetten, ich fertigte aber auch Schliffe an. Die in Formalin aufbewahrten Schuppen untersuchte ich in Celloidinschnitten, die nach verschiedenen Färbungsmethoden, hauptsächlich nach SCHMORL und nach MALLORY (Hämatoxylinlösung) behandelt wurden. Außerdem erzielte ich prachtvolle Bilder der Knochenzellen und Kanälchen, indem ich trockene Schuppen mit Kalilauge oder Sodalösung bearbeitete, mit Alkohol-Salpetersäure entkalkte und in Celloidinschnitte zerlegte. Nach einer derartigen Behandlung genügt schon eine einfache Hämatoxylinfärbung, um die feinen Fortsätze der Knochenzellen und die Kanälchen darzustellen; noch bessere Ergebnisse gibt die Hämatoxylinfärbung nach der Vorbehandlung mit Phosphormolybdänsäure. Ich möchte besonders die ausgesprochene Basophilie der Ganoinschicht betonen. Sie tritt sogar nach Anwendung der letzterwähnten Methode deutlicher hervor als an Formalinpräparaten. Wahrscheinlich war die Formalinlösung sauer und verminderte den Gehalt an Chondroitinschwefelsäure.



B

Abb. 1. Schuppe des *Lepidosteus*. Vergr. 150 ×. A cranialer Fortsatz, parallel der Schuppenoberfläche geschliffen. B Querschnitt des mittleren Teils einer entkalkten Schuppe. Toluidinblau, Phosphormolybdänsäure. *G* granuläre Grundsubstanz, *F* Fasern, *K* Knochenzellen, *S* SHARPEYsche Fasern, *W* collagene Bündel und *Z* Zellen in den WILLIAMSONschen Kanälchen.

Die Ganoinschicht fehlt nur dem kurzen Spitzenteil am vorderen Ende der Schuppe. Hier wächst die Schuppe in der Längrichtung und läßt sich am deutlichsten die konzentrische Schichtung des Isopedins beobachten. Das Isopedin der *Lepidosteus*-Schuppe ist ein dichtes Hartgewebe mit einer ziemlich undeutlichen Schichtung und Faserung. In dieser Beziehung ist es der Hartsubstanz der Placoidschuppen sehr ähnlich. Die Ähnlichkeit beider Gebilde äußert sich noch in der körnigen Struktur der die Fasern verkittenden Grundsubstanz. Ebenso wie in den Placoidplatten (Tretjakoff und Chinkus 21) läßt sich die granuläre Grundsubstanz am besten mittels basischer Farbstoffe (Thionin, Toluidinblau) nach Vorbehandlung mit Kalibichromatlösung darstellen.

Da die Körnchen zwischen den Isopedinfasern gelegen sind, zeigen sie durch ihre Anordnung den Faserverlauf an (Abb. 1, *B* : *F*). Die Isopedinfasern sind nicht in Bündel versammelt, ziehen meistens in der Längsrichtung der Schuppe und sind ungleichmäßig dick. Das Bild der Lamellierung des Isopedins an Schliffen wird nur durch die Anordnung der Zellenreihen und der Zellenfortsätze hervorgebracht. Nur im vordersten Endstück der Schuppe, wo das Ganoin fehlt, ist die Lamellierung oder Schichtung des Isopedins deutlicher. Dieses Endstück der Schuppe, das unter der vorangehenden Schuppe verborgen liegt, ist der jüngste Schuppenabschnitt. Im ältesten hinteren Endstück der Schuppe, das die folgende Schuppe überdeckt, verlieren auch die Zellen ihre reihenartige Anordnung, sind unregelmäßig verteilt, und die Isopedinfasern verlaufen hier in allen möglichen Richtungen. In dieser Beziehung ist hier die Isopedinstruktur der Struktur des Hartgewebes im Centralteil der Schuppe des Störs (Tretjakoff und Chinkus 21) sehr ähnlich. Beim *Lepidosteus* mittlerer Größe ist dieser älteste centrale Schuppenteil schon mit einer Isopedinschicht mit Längsfasern und reihenartig angeordneten Zellen unterkleidet.

Nach der Struktur des Isopedins kann man also in der *Lepidosteus*-Schuppe drei Gebiete unterscheiden, einen Centralteil, einen Mittelteil und einen Spitzenteil. Sie unterscheiden sich voneinander auch in der Anordnung der Kanälchen, die ich zu Ehren Williamsons als Williamsonsche Kanälchen bezeichnen werde. Am zahlreichsten sind sie innerhalb des Mittelteils des Isopedins und lange nicht streng parallel. Jedes Kanälchen hat seinen individuellen Verlauf, ist nicht gerade, sondern bogen- oder wellenförmig und auch nicht überall von gleicher Dicke. Sehr selten spaltet sich vom Kanälchen ein anderes, gleich dickes ab, das auch den oberen Isopedinschichten zustrebt. Die Williamsonschen Kanälchen sind verschieden lang, die meisten erreichen

nur die Höhenmitte des Isopedins, seltenere gelangen bis zur Ganoinschicht. Die Kanälchen im Centralteil der Schuppe biegen sich parallel zur Schuppenoberfläche um. Im Spitzenteil sind die Kanälchen am kürzesten und dringen ins Isopedin nicht nur von der inneren, sondern auch von der äußeren Schuppenseite ein. Man kann solche Kanälchen auch weiter unter dem Ganoin antreffen, sie zeigen hier aber Degenerationsbilder und fehlen vollständig jenem Schuppengebiet, welches von den HAVERSschen Kanälen durchbohrt wird.

Was den Inhalt der WILLIAMSONschen Kanälchen anbetrifft, so kann ich die KLAATSCHsche Angabe nur bestätigen. In den Kanälchen verlaufen collagene Fasern, deren Bündel vom Corium entstammen, und außerdem können Zellen in die Kanälchen bis zu ihrer Höhenmitte hineindringen. Manchmal sieht man mehrere solche Zellen (Abb. 1, *B* : *Z*) innerhalb des Kanälchens; die meisten Kanälchen sind jedoch frei von Zellen. An Schliffen und nach der Silberbehandlung fand ich in den innersten Zonen des Isopedins noch andere, einander parallele feinste Kanälchen, die vollkommen jenen Kanälchen der Störschuppe ähnlich sind, welche unverkalkte SHARPEYsche Fasern beherbergen (TRETJAKOFF und CHINKUS 21, S. 381, Abb. 9). Bei *Lepidosteus* sind sie besonders zahlreich im Spitzenteil, an dem sich die derbe faserige Coriumlamelle anheftet und schon von WILLIAMSON als »tubes lepidines« beschrieben sind (24).

Die Untersuchungen mit specifischen Färbungen der collagenen Fasern überzeugten mich, daß auch bei *Lepidosteus* feine Kanälchen vorkommen, die noch unverkalkte SHARPEYsche Fasern (Abb. 1, *A* : *S*) einschließen. Sie sind in den jüngsten Zonen des Isopedins anzutreffen, in den älteren Zonen sind die Fasern verkalkt und an Schliffen unsichtbar.

Das Isopedin der *Lepidosteus*-Schuppe besitzt die gleiche Mikrostruktur, wie das Isopedin der Störschuppe; die SHARPEYschen Fasern sind aber bei *Lepidosteus* von zweierlei Art: die dickeren verlaufen in den WILLIAMSONschen Kanälchen, die feineren in den von WILLIAMSON als »tubes lepidines« bezeichneten Kanälchen.

Die Zellen innerhalb des Isopedins haben lange, fein verästelte Fortsätze, die zur Verbindung mit anderen Zellen dienen, das Netzwerk dieser Fortsätze ist bei *Lepidosteus* nicht so dicht wie beim Stör.

Die WILLIAMSONschen Kanälchen sind also keine Dentinröhrchen, und das Isopedin der *Lepidosteus*-Schuppe hat ebensowenig Beziehung zum Dentin wie die Ganoinschicht. Sie dienen dank den in ihnen eingeschlossenen collagenen Bündeln zur Befestigung der Schuppen und erleichtern wahrscheinlich gleichzeitig das Vordringen der Gewebe-

lymphe zu den Isopedinzellen. Die feinen Endästchen der Williamsonschen Kanälchen stehen, wie schon Klaatsch behauptete, im Zusammenhang mit den Zellennetzen innerhalb des Isopedins. Die Williamsonschen Kanälchen entsprechen in einem gewissen Maße jenen Kanälchen, welche die oberflächlichen Isopedinlamellen der Schuppe beim Stör (Tretjakoff und Chinkus 21) durchbohren und sich unmittelbar mit dem Kanälchennetz der Zellen verbinden. Im großen und ganzen zeigt die Schuppe des Störs eine noch größere Ähnlichkeit mit der Isopedinschicht der *Lepidosteus*-Schuppe, als es bisher bekannt war.

Die Schuppen von Ostracion.

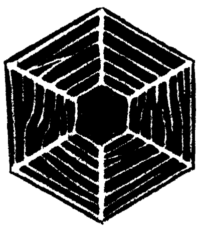
Nach den Angaben von Kaschkaroff (5) besteht die sechseckige Platte des Panzers von *Ostracion* aus zwei Schichten. Die obere Schicht färbt sich intensiv und sondert sich scharf von der unteren. Die innere Schicht ist in ihrem Mittelteil aus den Plättchen zusammengesetzt, weist aber an ihren Rändern eine komplizierte Struktur auf und zeichnet sich durch das Vorhandensein der zahlreichen Öffnungen aus. »Es ist mir nicht gelungen, festzustellen, was diese untere Schicht vorstellt, aus welcher Substanz sie besteht und was für Figuren sich in derselben bilden« — lautet die Schlußfolgerung des Verfassers. Was die obere Schicht des Schildchens anbelangt, so spricht sich der Verfasser überzeugter aus: da er in ihr zahlreiche Kanälchen findet, so nennt er sie Dentin. Aber am Ende seiner Arbeit tritt Kaschkaroff von seiner Behauptung zurück.

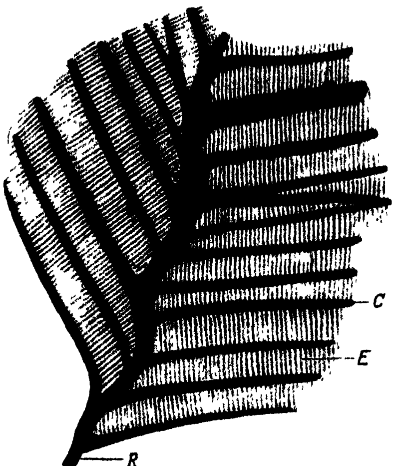
Zu meiner Verfügung standen zwei trockene Panzer, die zu den Arten des *O. diaphanus* Bl. Schn. und *O. cubicus* L. gehörten, und auch noch ein Spirituspräparat der letzteren Art.

Als vorherrschende Form der Schuppen erscheint ein unregelmäßiges sechseckiges Schildchen, seltener trifft man andere Variationen an — vom Rechteck bis zum Achteck. Vor der Kiemenöffnung liegen drei dorsoventral ausgezogene Schildchen mit abgerundeten Rändern. An der Seitenfläche jedes Schildchens, die zu ihrer gegenseitigen Verbindung dient, zieht sich ein Rillchen, eingefaßt von einem gezackten äußeren und von einem ebensolchen inneren Rand. Das Rillchen ist in seiner Mitte am tiefsten, glättet sich jedoch gegen die Randwinkel des Schildchens. Die Eckkanten der drei Schildchen, welche sich untereinander vereinigen, sind gegen die zwischen ihnen gelegene Mittellinie ausgezogen und verschließen an den Ecken das obenerwähnte Rillchen. Auf diese Weise bleiben zwischen den Rändern der Schildchen

zusammengepreßte cylindrische Räume ausgespart, die von massiven Bündeln ausgefüllt werden.

Auf vielen, besonders auf den an Größe bedeutenden Schildchen befindet sich im Centrum ihrer Außenseite ein Hügelchen, welches die übrigen vorhandenen Hügelchen durch Größe übertrifft. Auf dem Kopfe, auf dem vorderen Teile des Bauches bedecken die Hügelchen mehr oder weniger gleichmäßig das Schildchen, doch ohne bestimmte Gruppierung. Bei dem mittleren vor den Kiemen gelegenen Schildchen ist der obere Rand frei von Hügelchen, die Belegschicht bildet hier nur dem Schildrande konzentrische Leisten und erinnert dadurch an die Struktur der Belegschicht bei cycloiden Schuppen. Die Hügelchen der Schildchen sind abgerundet, stumpf, glänzend und auf den obenerwähnten Schild-





A B

Abb. 2. *Ostracion diaphanus.* Panzerschildchen im durchfallenden Licht. A bei Lupenvergrößerung. Das innere dunkle Feld entspricht dem Oberteil der Pyramide der Basalschicht, die radialen hellen Streifen den Radialsepten, die den Rändern parallen Streifen den Tangentialsepten. Helle Punkte im centralen Dunkelfeld sind die Kanäle für die Blutgefäße. B Eckabschnitt des Schildchens, trocken, Canadabalsam. Vergr. 100×. Struktur der Basalschicht. *C* primäre Tangentialsepte, *E* Spalten (Kanälchen) der interradialen Abschnitte der Basalschicht, *R* Radialsepte.

chen durch niedrige Leisten an ihren Ansätzen nicht vereinigt. Letzteres ist an den Schildchen mit deutlicher, reihenweiser Anordnung der Leisten, welche den übrigen Körper bedecken, zu konstatieren.

Die Hügelchen der Außenfläche der Belegschicht sind hier in sechs Streifen angeordnet, sie laufen vom Centrum der Oberfläche zu den Rändern des Schildchens auseinander, wobei der Streifen eines Schildchens mit den Reihen seiner Hügelchen unvermittelt in den Streifen des nächstliegenden Schildchens übergeht. Die Grenzen der Schildchen sind infolgedessen auf der Außenseite des Panzers wenig zu bemerken. Die an den Rändern des Schildchens übrig gebliebenen dreieckigen Teile, welche zwischen den auseinandergehenden Hügelstreifen liegen, sind

von 1—3—5 Hügelchen eigenommen, die mehr oder weniger gleichmäßig verteilt sind. Auf den Streifen jedoch gibt es, je nach der Dimension des Schildchens, von zwei bis vier Reihen. Deutlich sind die Grenzen der Schildchen auf der inneren Seite des Panzers sichtbar. Jedes Schildchen ist hier mit Leisten bedeckt, und zwar parallel den Rändern. Beim *O. cubicus* gibt es drei bis vier solcher Leisten, im Centrum der Schuppe bleibt ein nicht großes sechseckiges Plateau frei, welches sich über der inneren Schildfläche erhebt. Von den Winkeln des Plateaus ziehen, die Leisten durchschneidend, radiale Rinnen zu den Ecken des Schildchens hin.

Infolge der bedeutenden Unterschiede in der Struktur des Schildchens in den einzelnen Teilen seiner Basalschicht bedarf es einer genaueren Orientierung in ihren Durchschnittsflächen und bei Studium ihrer Serien. Die Flächen, welche in senkrechter Richtung zum Schildchen durch die obenerwähnten radialen Rillen gehen, werde ich radiale, die zwischen ihnen übriggebliebenen dreieckigen Teile des Schildchens interradiale, jene Flächen, die parallel den Schildrandflächen liegen, tangentiale nennen.

Der Bestand des Schildchens aus einer tiefen Basalschicht, die sich durch eine weiße Farbe auszeichnet, und einer äußeren Belegschicht von grauer Farbe ist schon makroskopisch bemerkbar.

Betrachten wir zuerst die weit komplizierter gestaltete Basalschicht, deren Natur Kaschkaroff so rätselhaft erschien. Infolge ihrer verwickelten und in den einzelnen Teilen des Schildchens so verschiedenartigen Gestaltung hat man notwendigerweise bei ihrer Beschreibung bestimmte Termini anzuwenden.

Die Basalschicht gestaltet sich vor allem zu einer aus dünnen Platten bestehenden Pyramide, welche, entsprechend der sechseckigen Form des Schildchens, eine niedrige sechsflächige, sechseckige Pyramide mit abgestumpftem Gipfelchen sein muß. Der Ansatz der Pyramide (Abb. 3, *I* : *P*) entspricht der inneren Seite des Schildchens, das Gipfelchen aber erreicht die innere Fläche der Belegschicht. Der zwischen den Seitenflächen der Pyramide und der Belegschicht befindliche periphere Abschnitt des Schildchens ist von einem schwammigen Körper erfüllt. Dieser letztere hat keine ununterbrochene Ausdehnung und wird durch kompakte radiale Septen in sechs interradiale Gebiete geteilt (Abb. 2, *A*).

Parallel dem Schildchenrande gibt es in jedem dieser Gebilde mehrere (von fünf bis sechs) primäre tangentiale Septen, von derselben Kompaktheit wie die radialen. Sie teilen das interradiale Gebiet des schwammigen Körpers in einzelne Kammern.

Die tangentialen Septen (Abb. 2, *A*) sind nicht überall regelrecht gestaltet und zeigen das Aussehen eines kompakten Plättchens, welches gerade von einer radialen Septe zur anderen reicht. Stellenweise bemerkt man unvollständige, krumm gebogene Septen, welche ihre gegen-

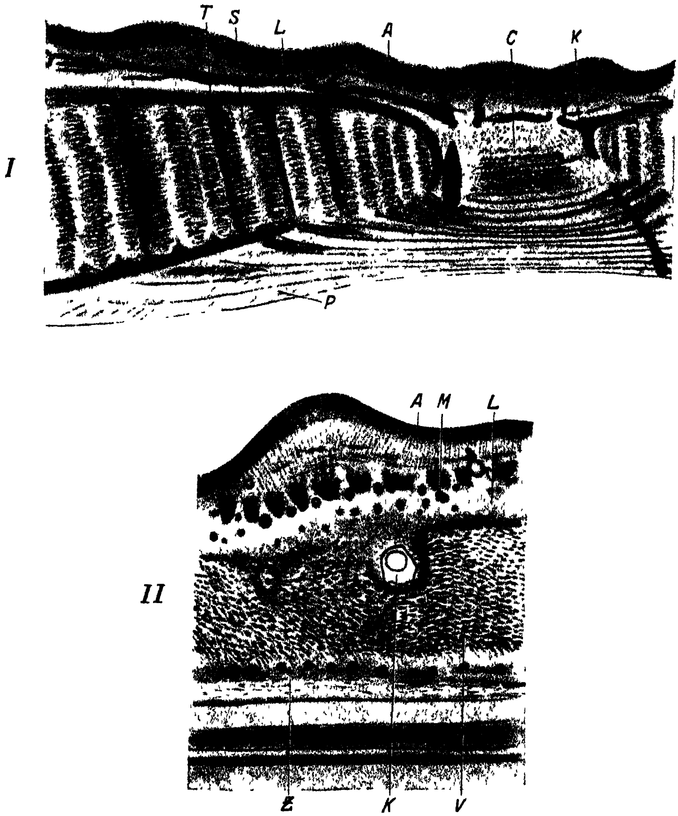


Abb. 3. *Ostracion cubicus*. Querschnitte des Schildchens. Vergr. 130×. Alkohol, Toluidinblau, Picrofuchsin. I. Querschnitt durch den Centralteil des Schildchens. II. Querschnitt durch den Randteil des Schildchens parallel den Tangentialsepten geführt. *A* Belegschicht mit den eingeschlossenen collagenen Fasern, *C* schwammiger Körper der Pyramide, *K* dickere Gefäßkanäle, *L* äußere Grenzlamelle, *M* horizontale feinere Kanälchen, *P* Lamellen des Basalteils der Pyramide, *S* sekundäre Tangentialsepte, *T* primäre Tangentialsepte, *V* Pseudodentinstruktur der Basalschicht, *Z* innere Grenzlamelle.

seitige parallele Anordnung stören. Am häufigsten ist eine unregelmäßige Anordnung und eine Unvollständigkeit der tangentialen Septen in beiden horizontalen Gebieten des Schildchens zu konstatieren, wobei die Lage der Septen ihrer Anordnung in den horizontalen interradialen Gebieten des schwammartigen Körpers der nächsten Schuppen entspricht. Die centrale Ecke eines jeden interradialen Gebietes, die sich

dem äußeren Teil der Pyramide anschließt, hat eine fast sattelförmige Oberfläche, die ausgebogen auf dem Querschnitt des Schildchens (Abb. 3, *I*) und eingebogen auf dem Flächendurchschnitt (Abb. 2, *A*) erkennbar ist.

Das kompakte Plättchen, welches als Fortsetzung der radialen Septen erscheint, scheidet den Winkel des interradialen Gebietes des schwammartigen Körpers von der Pyramide. Ein gleiches kompaktes Plättchen, welches sich mit den radialen Septen verbindet, trennt den schwammigen Körper von der Belegschicht des Schildchens; ein anderes Plättchen, von etwas komplizierterer Struktur, liegt dem schwammigen Körper unter, indem es ihn von der Pyramide abgrenzt. Dieses letztere, innere Plättchen kommt nur in peripheren Abschnitten des Schildchens vor, näher zu seinem Centrum geht die Substanz der schwammigen Schicht unmittelbar in die Plättchen der Pyramide über (Abb. 3, *I* : *C*).

Infolge der Fülle von Spalten in der schwammigen Substanz erscheint es auf dem trockenen Schildchen unter der Lupe beim durchscheinenden Lichte dunkel, die radialen und tangentialen Septen hell. Dunkel erscheint auch der centrale Teil des Schildchens, und zwar deshalb, weil der obere Teil der Pyramide auch zahlreiche Spalten enthält (Abb. 3, *I* : *C*).

Die Pyramide setzt sich aus Plättchen zusammen, welche sich gegen die Peripherie des Ansatzes des Schildchens verdicken. Auf dem Durchschnitt des entkalkten trockenen Schildchens oder auf dem Schliffe sind an den verdickten peripheren Rändern der Pyramidenplättchen enge, sie durchziehende Kanälchen bemerkbar (Abb. 3, *I* : *P*), die mehr oder minder parallel der Seitenoberfläche der Pyramide dahinziehen. An Spirituspräparaten weisen die Kanälchen in ihnen eingeschlossene collagene Bündel auf, welche hierher aus der unter dem Schildchen gelegenen Lederhaut eindringen. In dieser Beziehung wiederholt sich beim *Ostracion* dieselbe Art der Befestigung des Schildchens, welche wir bei den Schuppen von *Balistes* und *Orthagoriscus* vor uns haben (Tretjakoff 17). Die Plättchen in der Pyramide setzen sich aus kurzen stäbchenartigen Fasern, die schräg in der Dicke des Plättchens gelegen sind, zusammen, dabei erweist sich die Richtung der Fasern in allen Plättchen als die gleiche. Die Fasern sind untereinander durch allerfeinste Zwischenschichten einer Grundsubstanz zusammengeklebt, die mit Hämatoxylin färbbar ist.

Die Plättchen des *O. cubicus* zeichnen sich durch eine größere Neigung der Fasern als beim *O. diaphanus* aus, dafür sind beim letzteren die Plättchen selbst dicker und folglich auch ihre Fasern länger als bei der ersten Art.

Die Kanälchen ziehen bald quer zur Richtung der Fasern, bald ihnen parallel. Näher zum schwammigen Körper erweitern sich an den Seitenflächen der Pyramide die Kanälchen, indem sie spaltartig werden und dem ganzen Gebilde ein schwammartiges Aussehen liefern. Die Plättchen sind dabei schichtweise in einzelne Fasern gegliedert. In noch größerem Maße läßt sich diese Erscheinung im Gipfelteil der Pyramide bemerken. Die Spalten bedingen hier ein Zerfallen des Plättchens in zwei Schichten mit verschiedener, sich gegenseitig durchkreuzender Richtung der Fasern. Beim *O. diaphanus* erreicht die schichtweise Trennung der Plättchen einen stärkeren Grad als beim *O. cubicus*, die Spalten gemäß der größeren Dicke der Plättchen bedeutender, ihre Richtung ist fast eine senkrechte, und sie lassen zwischen sich dünne Fasern durch. In den Plättchen des unteren Pyramidenteils, welche keiner Schichtentrennung unterliegen, ist beim *O. diaphanus* ein Unterschied bei einer kombinierten Färbung mit Toluidin und Picrofuchsin zu beobachten — es wechseln blaugefärbte Schichten mit ungefärbten ab. Beim *O. cubicus* ist ebenfalls ein verschiedenes Verhalten der Plättchen zu Toluidinblau zu beobachten, doch ohne strenge Abwechslung und Beständigkeit in der Färbung. Der schwammige Körper in den Kammern der interradialen Gebiete muß für einen infolge schichtweiser Trennung der festen Substanz entstandenen angesehen werden. Der unmittelbare Übergang der unter dem schwammartigen Gipfelabschnitt gelegenen Pyramidenplättchen in die schwammartige Substanz der interradialen Gebiete liefert den Beweis dafür (Abb. 3, *I* : *C*). Die schon in der Pyramide bemerkbare schichtartige Trennung der Plättchen dauert in der Substanz des interradialen Gebietes fort. Die Spalten in diesem letzteren werden noch häufiger und ziehen in horizontalen, regelmäßig angeordneten Reihen (Abb. 3, *I* : *S*).

Aus dem System solcher länglichen Spalten und aus den durch sie hindurchgehenden collagenen Bündeln setzt sich also die ganze schwammige Substanz der interradialen Schuppenteile, die in Kammern eingeschlossen und von kompakten primären tangentiellen Septen begrenzt ist, zusammen. Innerhalb der Kammern wird diese Substanz durch noch feinere sekundäre Septen in einzelne schwammartige tangentiale Platten geschieden, die senkrecht zur Unterseite des Schildchens stehen.

Am Querschnitt des Schildchens von *O. cubicus* zeigen die erwähnten Platten das Aussehen von Säulen, welche aus ausgeschweiften bogenartigen Fasern bestehen. Die Fasern verzweigen sich, anastomosieren untereinander und bilden ein kompliziertes Gitterwerk. Bei aufmerksamer Erforschung des Gitterwerks kann man an mehreren Stellen

bemerken, daß seine Fasern sich gegenseitig durchkreuzen, aber solch ein Durchkreuzen, solch eine gegenseitige senkrechte Anordnung der Fasern ist nur in der mittleren Schicht des Gitterwerks vorhanden. Näher bei den Septen gibt es nur Fasern, die senkrecht zu den Septen verlaufen.

Die Spalten vertiefen sich in den Septen so, daß auf ihrem tangentiellen Durchschnitt die Oberfläche der Septe das Aussehen eines Gitters mit unregelmäßigen abgerundeten Öffnungen erhält. Zuletzt erscheint die sekundäre Septe selbst als eine kompakte ununterbrochene Lamelle, auf welcher sich, wie auf einem Hintergrund, anders gefärbte cylindrische Stränge unterscheiden lassen; sie verbinden die Spaltenenden der nächstliegenden schwammartigen Platten untereinander. Die primären tangentialen Septen und die Grenzplättchen des schwammigen Körpers zeichnen sich durch das Fehlen von in sie eindringenden Spalten aus, dafür aber sind sie in Menge von den erwähnten cylindrischen Strängen durchzogen, die eine Fortsetzung des Spaltensystems vorstellen.

Das Grenzplättchen, welches das interradiale Gebiet von der Seitenfläche der Pyramide scheidet, zeichnet sich von den übrigen durch das Vorhandensein radialer Balken (Abb. 3, *II* : *Z*) aus, welche sich ihrerseits durch Basophilie und Fehlen der obenerwähnten cylindrischen Stränge unterscheiden. In der basophilen Substanz des Balkens ist eine feine Faserung zu bemerken, die Fäserchen sind senkrecht gestellt. Die Balken selbst sind locker verteilt und haben eine cylindrische Form. In den oberen Grenzplättchen sind ebensolche Balken (Abb. 3, *II* : *L*) enthalten, nur sind sie massiver, aneinander näher gelagert, und zwar dicht an der äußeren Fläche der Basalschicht. Außer von den erwähnten Kanälchen und Spalten wird die Basalschicht noch von bedeutenderen Kanälen durchzogen; sie kommen in verschiedener Zahl (bis sechs) vor, gehen von der inneren Fläche des Schildchens am Rand seines inneren sechseckigen Plateaus aus und wenden sich gerade zum Gipfelchen der Pyramide, indem sie in die Zwischenräume zwischen den Seiten der letzteren und den centralen Ecken der interradialen Teile des Schildchens eindringen. In gleicher Höhe mit dem äußeren Grenzplättchen verzweigen sich die Kanäle, einige Zweige dringen in die Belegschicht, andere verteilen sich in Grenzplättchen. Die letzteren Verzweigungen bilden zwei Etagen von Kanälchen, deren Verteilung man am besten an einem in Canadabalsam eingebetteten trockenen Schildchen (Abb. 4) verfolgen kann.

Das System der horizontalen Kanälchen deckt jedes einzelne interradiale Gebiet des schwammigen Körpers, die Kanälchen ziehen dabei senkrecht zum Rande des Schildchens. Sie zeichnen sich durch

eine gewellte Form aus, sind sehr gleichmäßig verteilt und in geringem Maße verzweigt. Die Felder, welche von den Kanälchen eingenommen sind, werden oberhalb der radiären Septen unterbrochen, nur sehr wenige Kanälchen erstrecken sich in die Streifen oberhalb der Septen. Im Centralteil des Schildchens vereinigt sich entsprechend dem Pyramidengipfelchen ein Teil der Kanälchen mit den Verzweigungen der bedeutenderen Kanäle, welche die Basalschicht durchbohren. Andererseits öffnet sich jedes Kanälchen im Zwischenraum zwischen den Zacken des oberen Randes der Seitenfläche des Schildchens.

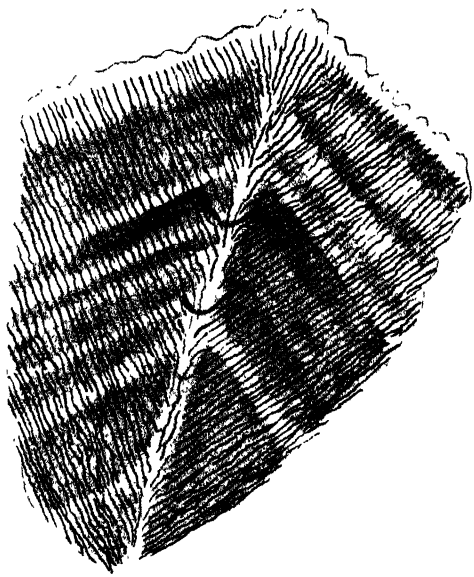


Abb. 4. *Ostracion cubicus.* Horizontale Gefäßkanälchen des Schildchens. Vergr. 17×. Totalpräparat. Canadabalsam.

Beim *O. diaphanus* ist das interradiale Gebiet der Basalschicht einfacher gestaltet, es gibt hier fast keine primären tangentialen Septen, sondern sie sind nur sekundär vorhanden. Die Fasern in den Spalten sind weniger geschweift, und die Spalten sind verhältnismäßig schmäler und länger. Das untere massive Plättchen, das die interradialen Gebiete von der Pyramide abgrenzt, zeichnet sich beim *O. diaphanus* durch seine satte Färbung mit basischen Farben aus. Die horizontalen Kanäle oberhalb der interradialen Teile haben beim *O. diaphanus* dieselbe Anordnung wie auch bei der vorhergehenden Art, aber indem sie auch dieselbe Größe bewahren, können sie bei einer bedeutend kleineren

Ausdehnung des Schildchens beim *O. diaphanus* auch in geringerer Anzahl vorliegen.

Die ganze vorhergehende Beschreibung bezog sich auf das Aussehen des Schildchens ausgetrockneter Panzer an den Schliffen oder an den gefärbten Querschnitten nach der Entkalkung. Das Studium der Schildchen des *O. cubicus*, welches in Alkohol aufbewahrt war, stellt zweifelsohne fest, daß alle Kanälchen und Spalten innerhalb der Pyramide und der interradialen Kammern mit collagenen Bündeln angefüllt sind, die unverkalkt bleiben; dieselben Bündel sind verkalkt, wenn sie in die primären und sekundären Septen und in die Grenzplättchen eindringen. Diese collagenen Bündel dringen in die interradialen Kammern aus den zwischen den Schildchen befindlichen Bändern ein. Die Schildchen legen sich nämlich nicht unmittelbar aneinander. Die Seitenfläche jedes Schildchens bildet, wie schon oben gesagt ist, Rillen, welche die aus dicken Bündeln zusammengesetzten Bänder beherbergen. Die Bündel stützen sich mit ihren Enden auf die Rillenwände nebeneinander liegender Schildchen und dringen in die Septen und Spalten. Zwischen den Bündeln liegen an den Rillenwänden zahlreiche Osteoblasten. In der Pyramide befindet sich das andre System der collagenen Bündel, die in ihre untere Fläche eindringen. Die Substanz der Basalschicht des Schildchens stellt also das Pseudodentin vor. Beim *Ostracion* ist jedenfalls seine Struktur sehr eigentümlich und die Anordnung der Bündel, die eigentlich die SHARPEYschen Fasern sind, erreicht eine besondere Verwicklung und eine eigenartige Regelmäßigkeit, die sich in der Anordnung der Spalten mit den unverkalkten Abschnitten der Bündel ausdrückt. An jenen Stellen, wo die collagenen Bündel einer Verkalkung unterliegen, ziehen sie isoliert voneinander dahin — das ist der Fall in den Septen und Grenzplättchen der Pyramide und der interradiären Kammern.

In den allerengsten Kanälchen des mittleren Gebiets der Pyramide sind stellenweise keine collagenen Fasern zu bemerken; diese Kanälchen erweisen sich, auch bei in Alkohol aufbewahrtem Material, als leere, augenscheinlich infolge einer Degeneration von in früherem Lebensalter in ihnen existierenden Fasern.

Die weiteren Kanäle, die die Basalschicht durchqueren, sind von einem lockeren Bindegewebe mit Blutgefäßen und Nerven angefüllt; auf diesem Wege erreichen die Blutgefäße und Nerven die subepitheliale Hautschicht. Dieselben Bestandteile sind auch in den horizontalen Kanälchen vorhanden.

Die Belegschicht des Schildchens beim *Ostracion* besteht aus einer ebensolchen basophilen, stellenweise geschichteten homogenen Substanz, wie auch bei den Balisten, doch zeigt sie eine geringere Durchsichtigkeit. Außerdem schließt die Belegschicht eine Menge feiner

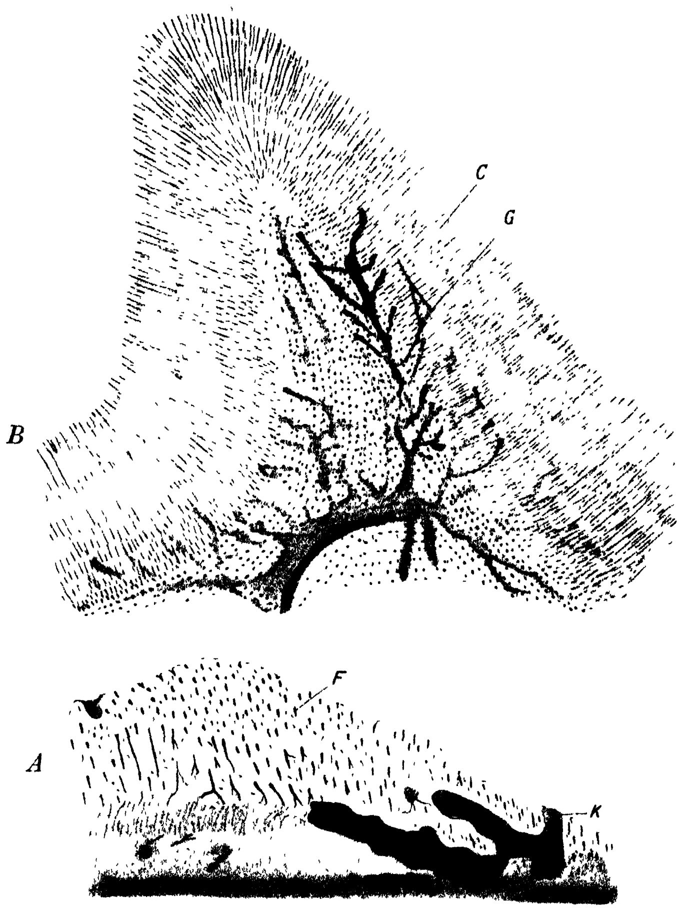


Abb. 5. A Querschnitt der Belegschicht des Schildchens von *Ostracion cubicus*. Alkohol, Phosphormolybdänsäure, Hämatoxylin. Vergr. 150×. *F* collagene Fasern, *K* Gefäßkanäle. B Stachel des *O. diaphanus*. Trocken. Totalpräparat. Canadabalsam. Vergr. 170×. *C* Kanälchen für die collagenen Fasern der Belegschicht, *G* Kanale für Blutgefäße.

collagener Fasern in sich, die aus der subepithelialen Hautschicht in die homogene Substanz eindringen. Anfangs verlaufen die Fasern senkrecht (Abb. 5, *A* : *F*) und sind zu Bündeln zusammengebunden; in einiger Entfernung von der Oberfläche des Schildchens zerfallen die

Bündel in einzelne Fasern, die in verschiedenen Richtungen die Belegschicht passieren und sie bis zur Grenze mit der Basalschicht anfüllen. Ebenso wie bei den Balisten ist die Belegschicht stellenweise von der Basalschicht durch eine unregelmäßige Spalte getrennt, an anderen Stellen ist die Schichtengrenze sehr undeutlich.

In den Stacheln am Panzer von *O. diaphanus* erlangen die collagenen Fasern der Belegschicht eine besonders regelmäßige, parallele Anordnung (Abb. 5, *B* : *C*) und durchziehen tief die Belegschicht des Stachels, ohne sich zu verzweigen. Der Stachel selbst wird als Abart des Hügels gebildet, und zwar durch Wucherung vornehmlich der Belegschicht des Schildchens. Er bewahrt auch sich verzweigende Kanäle, die den horizontalen Kanälen homolog sind, sie öffnen sich an der Stacheloberfläche nicht.

Die Belegschicht des Stachels stellt also das Knochengewebe, das ebenso wie das Knochengewebe der Basalschicht eine Pseudodentinstruktur zeigt. Die Faserbündel und ihre Verzweigungen im Stachel und in übrigen Schildchen sind nicht verkalkt, deswegen hat beim Betrachten eines Schliffes durch den Stachel die Belegschicht das Aussehen von Dentin.

Die Haut über den Schildchen besteht aus einer dünnen, lockeren Bindegewebsschicht und einer dicken Epithelschicht. Auf den Hügelgipfelchen verdünnt sich wie das Bindegewebe so auch das Hautepithel, die höheren Hügelchen und die Spitze des Stachels (beim *O. diaphanus*) bleiben frei von weicher Hautbedeckung. In den breiteren Zwischenräumen zwischen den Hügelchen bildet das Bindegewebe hier und da enge Papillen, die in die Epithelschicht eindringen. Unter der dünnen collagenen Basalmembran des Epithels liegen in einer Reihe Melanophoren. An den Rändern des Schildchens vereinigt sich das lockere subepitheliale Gewebe mit dem Gewebe, das die horizontalen Kanälchen des Schildchens anfüllt.

Das Schildchen von *Ostracion* bewahrt viele Besonderheiten der Struktur der Schuppen von *Balistes* und *Orthagoriscus*. Wie beim *Balistes* dringen die collagenen Fasern beim *Ostracion* nicht nur in die Basal-, sondern auch in die Belegschicht ein, die Knochenfasern der Basalschicht sind in Plättchen zusammengebunden, die Bänderfasern dringen in die Basalschicht. Die Bänder umgeben beim *Ostracion* wie beim *Orthagoriscus* die ganze Schuppe, der äußere Rand der Schuppe bei beiden Fischen ist gezackt, die Form der Schuppen sechseckig. Im ganzen genommen stellt das Schildchen von *Ostracion* eine weitere Ausbildung der Balistenschuppe dar und ist ebenfalls der typischen Tele-

ostierschuppe homolog. Die Schuppe von *Orthagoriscus* stellt ein Verbindungsglied zwischen der Schuppe von *Balistes* und der höchst differenzierten Schuppe von *Ostracion* vor.

Die Schuppen von Neoceratodus.

Die typischen Merkmale der Schuppen der *Dipnoi* äußern sich am besten im Bau der Schuppe von *Neoceratodus*. Die Belegschicht der Schuppe von der *Teleostei* ist jedoch beim *Neoceratodus* durch eine Schicht schwammartigen Knochengewebes ohne Knochenzellen ersetzt. Da die Schuppen der paläozoischen *Dipnoi* eine Cosminschicht besaßen, so ist die Deckschicht der Schuppe von *Neoceratodus* vermutlich davon abzuleiten (VAN KAMPEN 6); sie wäre demnach mit der Decklage bei *Amia* und den Teleostiern nicht zu vergleichen.

Als ich im Jahre 1917 Vorträge über systematische Zoologie zu halten hatte, stieß ich im zoologischen Museum der ehemaligen Neurussischen Universität (Odessa) auf ein prachtvolles, gut konserviertes, 68 cm langes Exemplar von *Neoceratodus Forsteri* GÜNTH.; ich entnahm von diesem Präparat einige Schuppen, um mikroskopische Präparate für Unterrichtszwecke anzufertigen. Beim Studium der gefärbten Schnitte bemerkte ich, daß die Struktur der Schuppe in manchen Beziehungen von der in den Lehrbüchern beschriebenen abweicht. Die morphologische Bedeutung der beobachteten Eigentümlichkeiten ist mir aber erst in letzter Zeit, nach der Bekanntschaft mit dem Bau der Plectognathenschuppen klar geworden. Nach den ersten allgemeinen Angaben über die Schuppen der *Dipnoi* von OWEN, BISCHOFF, HYRTL, KÖLLIKER, GÜNTHER ist ihre histologische Struktur erst von WIEDERSHEIM (23) eingehend untersucht worden. Die Beschreibung ist bei diesem Verfasser den Schuppen von *Lepidosiren* gewidmet. Seine Vermutung hinsichtlich einer gewissen Ähnlichkeit der Schuppe der *Dipnoi* mit dem Placoidorgan der Selachier ist aber von GEGENBAUR einer Kritik unterzogen worden, und die GEGENBAURsche Schilderung der Schuppenstruktur ist bis in die letzte Zeit maßgebend geblieben.

Nach der GEGENBAURschen Ansicht besitzt der Bau der Dipnoerschuppe in seiner Gesamtheit an den Bau der Schuppe niedriger stehender Fische, also der Selachier oder Ganoiden, keinen Anschluß. Die zahlreichen Faserlagen der Basalschicht durchkreuzen sich in drei verschiedenen Richtungen, und die in den Lücken befindlichen Knochenzellen folgen dieser Anordnung. Unterhalb der Rinnen der Belegschicht ist die Basalschicht unvollständig oder gar nicht sklerotisiert, daher zeigen einzelne Teile der Schuppe eine gewisse Beweglichkeit. Die

Rinnen zwischen den Feldern der Belegschicht sind von der Substanz der letzteren frei. In den Feldern der Belegschicht sind Längs- und Querleisten vorhanden. Die Längsleisten nehmen gegen den Schuppenrand an Höhe zu und bilden ganz am Rande das einzige Relief. Die äußeren Zähnchen der Schuppe sind keine Placoidzähnchen, sie bestehen aus Belegschichtsubstanz. Die letztere enthält keine Zellen, ist aber doch nicht vollkommen homogen und zeigt an trockenen Präparaten ein Bild feinster, in verschiedenen Richtungen, manchmal anscheinend in Bündeln, dahinziehender Kanälchen.

Obwohl mein Material sehr lange Zeit in einer Formollösung gelegen war, hat die Belegschicht der Schuppen dennoch eine deutlich ausgesprochene Basophilie bewahrt, und in dieser Beziehung besitzt sie mit der Ganoinschicht und der Belegschicht der Teleostierschuppen die gleiche Beschaffenheit. Im Bau der Belegschicht beim *Neoceratodus* unterscheide ich eine Grenzlamelle, ein Gerüst, eine äußere Lamelle und Leisten oder Dornen an der äußeren Oberfläche.

Die Grenzlamelle bedeckt unmittelbar die Basalschicht und ist in den Grenzen eines Feldes kontinuierlich. In seltenen Fällen (Abb. 6, *B* : *S*) bildet sie eine schmale Brücke zur Verbindung von zwei Feldern. Die Grenzlamelle ist fast gleichmäßig dick, und ihre Substanz zeichnet sich durch eine starke Basophilie aus.

Das Gerüst oder die schwammartige Schicht der Schuppe ist am dicksten in jenem Schuppenabschnitt, der von der nachfolgenden Schuppe bedeckt ist (Abb. 7, *A*), und besteht aus Balken, die zwischen rundlichen Hohlräumen und Kanälen liegen. Im bedeckten Abschnitt der Schuppe sind zwei Lagen solcher Räume vorhanden, im freien Schuppenabschnitt nur eine Lage, die Kanäle sind aber hier (Abb. 7, *B*) verhältnismäßig geräumiger.

Die Substanz der Balken ist ebenso homogen wie die Grenzlamelle und fast ebenso basophil. Die äußere Lamelle der Belegschicht ist mit zahlreichen Öffnungen versehen, die im bedeckten Schuppenabschnitt weiter und in Längsreihen angeordnet sind (Abb. 6, *B* : *O*).

Im bedeckten Schuppenabschnitt ist die äußere Seite der äußeren Lamelle mit Längs- und Querleisten (Abb. 6, *B* : *L*) bedeckt, deren Substanz schon schwach basophil ist, aber aus der äußeren Lamelle dringen in die Leisten stärker basophile Fasern (Abb. 7, *A*) ein. Außer diesen aufsteigenden Fasern lassen sich, hauptsächlich in den Querleisten, feinere horizontale Fasern bemerken. Die Substanz der Leisten ist somit fein differenziert, die basophileren Fasern sind jedoch nicht scharf ausgesprochen. Auf dem freien Schuppenabschnitt erheben sich

Dorne, die mit ihren Spitzen zum Schuppencentrum gerichtet sind. Die Substanz der Dorne ist schwach basophil, aber innerhalb der peripheren Zone (Abb. 7, *B*) sind basophile Fasern eingeschlossen, die schichtenweise gelagert sind. Zwischen den Dornen bemerkt man manchmal unansehnliche Reste der Längsleisten. Die Dorne besitzen also eigentlich dieselbe innere Struktur wie die Leisten des bedeckten Schuppenteils.

Am hinteren Rande der Schuppe verschwinden die Leisten und die Dorne, anstatt deren unregelmäßig gestaltete (Abb. 8, *A*) Erhaben-

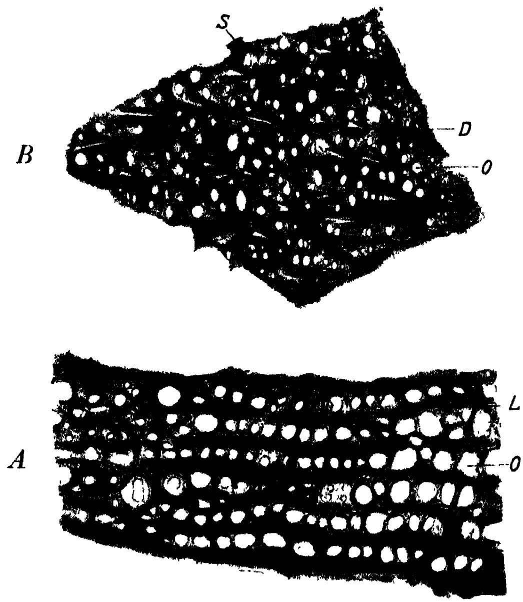


Abb. 6. Relief der Belegschicht der Schuppe von *Neoceratodus*. Formol, Hämatoxylin, Totalpräparat. Vergr. 50×. A bedeckter, B unbedeckter Schuppenteil. *D* Dorne, *L* Leisten, *O* Öffnungen, *S* Brücke zum nächsten Feld.

heiten bestehen bleiben, die voneinander durch ebenfalls sehr unregelmäßig gestaltete Vertiefungen geschieden werden. Die Substanz der Höckerchen zeigt keine weitere Differenzierung, ist stark basophil und unmittelbar mit den dicken Faserbündeln der Schuppentasche in Verbindung.

Wiedersheim zeigte in seiner Arbeit, daß die Schuppe der *Dipnoi*, ebenso wie die Teleostierschuppe, in einer Schuppentasche liegt. Die Tasche ist von einem »äußerst zarten Maschengewebe aus Bindegewebsfibrillen, in denen sich spärliche Kerne nachweisen lassen, erfüllt«. Im

hinteren Teil der Schuppentasche werden ihre Wände miteinander durch zahlreiche korkzieherartige oder wellig verlaufende elastische Fasern verbunden.

Beim *Neoceratodus* finde ich an der äußeren Schuppenseite nur zwischen den Dornen und den Leisten ein feinfaseriges weitmaschiges Bindegewebe vor, es dringt aber in die Kanäle des Gerüstes nicht ein.

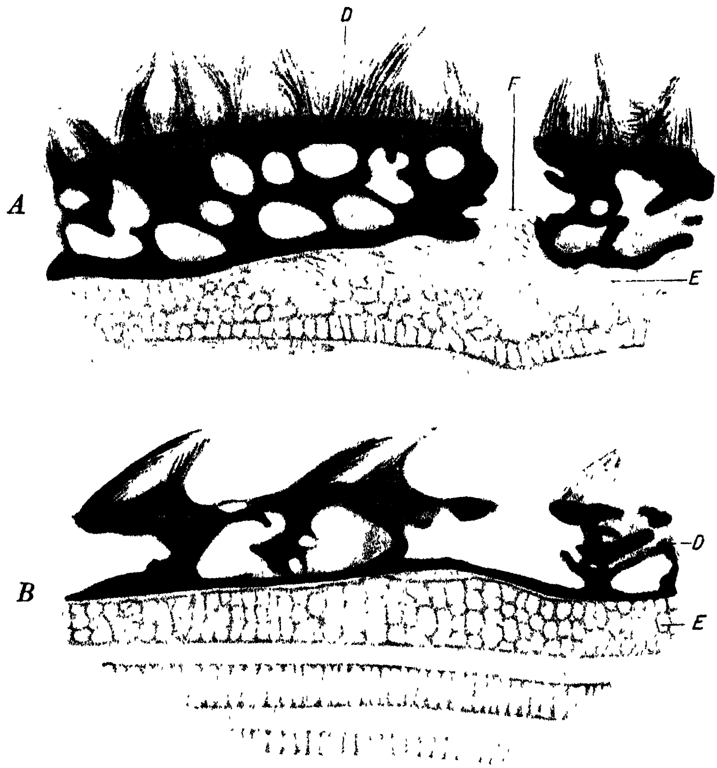


Abb 7. Querschnitte durch die Schuppe von *Neoceratodus*. Vergr. 150×. A bedeckter, B unbedeckter Schuppenteil. *D* Belegschicht, *E* äußere Lamelle der Basalschicht, *F* freie Oberfläche der Basalschicht am Boden der Rinne.

Die wellenförmigen dicken Bündel im hinteren Abschnitt der Schuppentasche sind, nach meinen Untersuchungen, nicht elastisch, sondern collagen und heften sich meistens unmittelbar an die Höcker der Deckschicht (Abb. 8, *A* : *F*) an.

Ich konnte leider an meinem Material nicht feststellen, welche Substanz die Kanäle des schwammartigen Gerüstes ausfüllt, sie sehen ganz leer aus. Sie sind aber wohl kaum für Lymphräume anzusehen, denn

ihnen fehlt jede Spur eines Endothels. Ich denke, daß sie beim Leben eine Gallerte enthalten, die infolge des langen Verweilens in der Formalinlösung gänzlich in Lösung gegangen ist, wie das oft bei anderen Fischen in Formalin geschieht.

Unter der Grenzlamelle der Deckschicht finde ich eine dünne äußere Schicht der Basallage vor, deren Fasern längs der Schuppe verlaufen. Diese Schicht nimmt unterhalb der Rinnen bedeutend an Dicke zu (Abb. 7, *A* : *F*) und dringt in die Rinne zwischen den Grenzlamellen der Deckschicht ein; im bedeckten Schuppenabschnitt gelangt die Verdickung manchmal bis zur äußeren Lamelle der Deckschicht. Unter

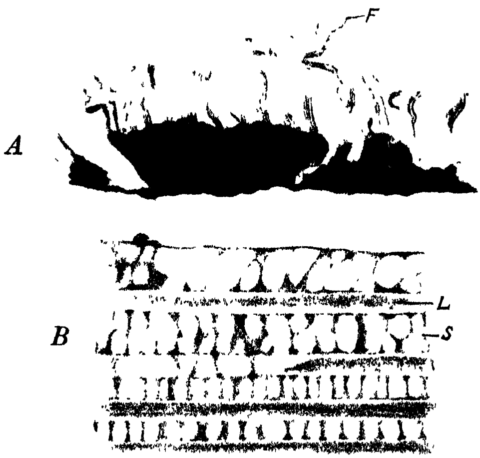


Abb. 8. A Höckerchen der Belegschicht am Rande des bedeckten Schuppenteils des *Neoceratodus*. Formol, Hämatoxylin, Picrofuchsin. Vergr. 150×. *F* collagene Bündel der Schuppentasche, die sich an den Höckerchen anheften. B Querschnitt der Basalschicht, Säulchensystem. Formol, Phosphormolybdänsäure, Hämatoxylin. Vergr. 170×. *L* Lamellen mit den längsgetroffenen Fasern, *S* Säulchen.

den Längsfasern liegt eine Lamelle mit scharf begrenzten, ungefähr cylindrischen quer zur Längsachse der Schuppe verlaufenden Bündeln, die in zwei bis vier Lagen angeordnet sind (Abb. 7, *A*). Weiter nach unten befinden sich Lamellen, die nur aus einer Lage zusammengepreßter Bündel bestehen. Die Bündel ziehen in vier bis fünf Richtungen, die meisten sind quer zur Längsachse der Schuppe gerichtet.

Entsprechend den äußeren Rinnen werden die Bündel nur in der Ebene der Lamelle etwas ausgebogen, sie verflechten sich aber hier nicht miteinander. In allen Lamellen der äußersten Längsfasern finden sich noch zwischen den Bündeln kleine senkrechte Säulchen; an sehr dünnen Schnitten fallen die quergeschnittenen Bündel aus der Lamelle sehr

leicht heraus und dann bleiben nur Säulchen (Abb. 8, *B* : *S*) und längsgeschnittene Bündel übrig. Man kann sich an solchen Präparaten überzeugen, daß die Säulchen auch aus fest miteinander zusammengekitteten kurzen Fasern bestehen. Manchmal dringen die Säulchen aus einer Lamelle in die nächstliegende ein; das geschieht, wenn die Bündel beider Lamellen sich unter einem kleinen Winkel kreuzen. Sonst besitzt jede Lamelle ihr eigenes Säulchensystem. In der äußeren Querfaserschicht ist das Säulchensystem netzförmig (Abb. 8, *B*). Nach den Angaben von WIEDERSHEIM (23) sieht jede Lamelle, wenn man sie mit Anwendung einiger Gewalt von anderen trennt, wie mit kurzen Haaren oder wie mit Gras bewachsen aus; der Verfasser deutet diese Erscheinung als einen Beweis der innigen Verquickung der einzelnen Fasersysteme. In Wirklichkeit sah WIEDERSHEIM nicht anderes als das Säulchensystem; es kommt sogar, entgegen den Behauptungen WIEDERSHEIMS, an Stellen, welche den Rinnen entsprechen, keine Verfilzung der Fasern der einzelnen Lamellen vor. Die Säulchen fehlen aber zwischen den bogenartigen Abschnitten der Bündel unterhalb der Rinnen. Sonst sind sie zu keinen zusammenhängenden Platten miteinander verbunden. An parallel der Oberfläche der Schuppe geführten Schnitten sieht man die Säulchen als einzelne kurze spindelförmige Stäbchen. In den innersten Lamellen sind die Säulchen stellenweise ungleichmäßig dick. Solche Säulchenkomplexe haben KÖLLIKER und KLAATSCH für Knochenzellen angenommen. KLAATSCH behauptete, daß er Knochenzellen bei *Ceratodus* in einer sehr reichlichen Menge konstatiert habe: »Es sind langgestreckte Zellen, deren Richtung der Faserlage entspricht, der sie angehören«. Insofern ich außer der KLAATSCHschen Beschreibung mir auch seine Abb. 13 auf der Taf. VII aufmerksam angesehen habe, muß ich ganz bestimmt behaupten, daß KLAATSCH irrtümlicherweise die Säulchen als Knochenzellen beschrieben hat. Die Schuppe von *Neoceratodus* ist, meinen Beobachtungen nach, zellenlos.

Die Säulchen sind wahrscheinlich nicht verkalkt, deswegen findet man an Schliffen trockener Schuppen an ihrer Stelle Spalten, die den Knochenkörperchen in der Tat täuschend ähnlich aussehen.

Schon GEGENBAUR betonte ganz ausdrücklich, daß beide Schichten der Dipnoerschuppe vollkommen denjenigen der Teleostier gleichen, er fügte aber hinzu, daß in ihrer inneren Struktur sie sich den älteren Formen anschließen. Ich kann diese letzte Ansicht nicht teilen. Die Schuppe von *Neoceratodus* und von *Lepidosiren* (*Protopterus*) bewahrt manche Merkmale von am höchsten differenzierten Teleostierschuppen, wie wir solche bei den Plectognathen vorfinden. GEGENBAUR selbst ver-

gleicht die Stachelbildung an der Schuppe des *Neoceratodus* mit der Stachelbildung beim *Balistes*. Die feine Differenzierung, die ich in den Leisten und Dornen der Schuppe des *Neoceratodus* konstatiert habe, ist der Differenzierung der Belegschicht bei *Balistes*, *Tetrodon* und *Orthagoriscus* ähnlich. Die lamellenartige Anordnung der Faserbündel innerhalb der Basalschicht findet sich auch in den Schuppen von *Balistes*, *Ostracion* und *Diodon* vor. Das schwammartige Gerüst der Dipnoerschuppe erinnert an die Kanalisierung der Belegschicht bei *Balistes* und *Ostracion*. Sogar die innigen Beziehungen der Belegschicht zu den collagenen Fasern der Schuppentasche beim *Balistes*, *Ostracion* und *Diodon* sind wenig von der Verbindung der Belegschicht beim *Neoceratodus* mit den dicken collagenen Bündeln verschieden. Schließlich finden sich innerhalb der Basalschicht der Schuppen der Plectognathen und der *Dipnoi* ebenfalls solche dicke collagene Bündel. GEGENBAUR richtete die Aufmerksamkeit auch auf die Ähnlichkeit in der Einteilung der Belegschicht bei den *Dipnoi* und bei einigen Teleostiern (*Osteoglossum*).

Die Cosminschicht der Schuppen bei paläozoischen Dipnoern sehe ich auch keinesfalls für ein Merkmal der Verwandtschaft mit den Ganoidschuppen an, da das Cosmin eine Pseudodentinstruktur des Knochens vorstellt, die dem Knochengewebe der Teleostierschuppen eigen ist und gerade in den modifizierten Schuppen der Pleuronectiden am deutlichsten ausgesprochen ist. Es fehlen also der Dipnoerschuppe Merkmale einer Verwandtschaft mit den Schuppen der Ganoiden, die, wie *Amia*, schon eine primitive Teleostierschuppe besitzen. Das Fehlen jeglicher Grundlage für einen Vergleich der Deckschichtdornen der Dipnoerschuppe mit den Placoidzähnchen ist schon von GEGENBAUR ausdrücklich betont worden.

Phylogenie der Schuppen.

Die Schuppen der *Anamnia* zeigen in ihren homologen Teilen eine so übereinstimmende Mikrostruktur, daß es kaum möglich ist, für sie eine heterogene Abstammung anzunehmen. Und dennoch schienen solche Vermutungen gerade in letzter Zeit vorzuherrschen. Es besteht aber gegenwärtig auch keine dringende Veranlassung, in den Placoidschuppen der Selachier eine ursprüngliche Form der harten Leibesbedeckung der Wirbeltiere erblicken zu wollen.

Das Hautepithel des Neunauges zeigt, daß ursprünglich die notwendige Festigkeit der Haut auch durch die Struktur des Epithels selbst gesichert war. Beim Neunauge dienen diesem Zweck erstens die äußere Porencuticula der oberflächlichen Zellen und zweitens die Kolbenzellen.

Außerdem kommt in derselben Beziehung eine mechanische Bedeutung auch der festen Coriumlamelle zu.

Die weite Verbreitung des basophilen Gallertgewebes in der Haut der *Anamnia* beweist meiner Meinung nach, daß ursprünglich bei ihren Vorfahren noch eine gallertige Hautschicht am ganzen Körper vorhanden war, der ebenfalls eine mechanische Bedeutung eigen war. Der Schleimknorpel in gewissen Teilen des Kopfskelets des *Ammocoetes* ist ein Rest dieser gallertigen Unterhautschicht. Unter den Pleuronectiden ist das Gallertgewebe am deutlichsten in den Hautwarzen bei *Bothus maeoticus* ausgesprochen, und die basophilen Gallertlager sind am wachsenden Rande des wachsenden Kegels der Knochenschilder an der Ausbildungsstelle der Belegschicht nachweisbar. Ein ebensolches Lager finde ich auch an der äußeren Seite der Schuppen des jungen *Pleuronectes flesus* var. *luscus* und der *Solea nasuta* vor; es bedeckt die Belegschicht.

Das Knochengewebe der Schuppen, und zwar seine beiden Abarten — das Zahnbein und der lamellierte Knochen —, sind in ihrer Entstehung und Topographie eng mit dem Gallertgewebe verbunden. In den Placoidorganen bildet das Gallertgewebe die Pulpa, und mit dem Pulpagewebe hängt die Ausbildung des Zahnbeins zusammen. Ich habe festgestellt, daß die Dentingrundsubstanz durch die Umbildung von Pulpabestandteilen, der Gallertfibrillen und der Korffschen Fasern (16, 18, 19) zustande kommt. Ebenso wie die Odontoblasten, die das Zahnbein ausbilden, zu den Pulpazellen gehören, ebenso sind auch die Scleroblasten der Belegschicht der Teleostierschuppen Angehörige des Gallertgewebes. Die Verwandtschaft der Belegschicht mit dem Gallertgewebe äußert sich noch in der Basophilie der Belegschicht, dabei ist die entsprechende Schicht der Ganoidschuppen ebenfalls basophil.

Bei den älteren Cyclostomen (*Heterostraci*, *Osteostraci*) traten am Körper die Schuppen als kleine einzelne Hartgebilde auf, bei einigen Formen (*Cephalaspiden*, *Heterostraci*) war der Kopf mit mächtigen harten Schichten bedeckt. Es darf gegenwärtig nicht behauptet werden, daß der Kopfpanzer bei diesen Formen aus einem Verschmelzen einzelner kleiner Schuppen hervorgegangen sei.

Die Untersuchungen von Stensiö (13) führten ihn zum Schluß, daß die harte Kopfbedeckung der Cephalaspiden im Zusammenhang mit der gallertigen Unterhautschicht entstanden sei. Diese Fähigkeit des Gallertgewebes, sich in Hartsubstanzen umzuwandeln, erhält sich auch gegenwärtig in der Pulpa der Placoidschuppen, der Zähne und im

gallertigen Knochenmark der Fische (TRETJAKOFF 18). Außerdem entstand auch Knorpelgewebe nach meiner Ansicht auf dem Wege einer Umwandlung der fibrösen Grenzschicht des Gallertgewebes.

Das gallertige basophile Unterhautgewebe der Protocranioten war also die gemeinsame Grundlage der harten Körperbedeckung. Die Placoidorgane besitzen nur eine Schmelzmembran. O. HERTWIG und in letzter Zeit WEIDENREICH (23) versuchten zu beweisen, daß dem Schmelz jene Zone des Placoidorgans entspricht, die OWEN seinerzeit Vitrodentin genannt hatte und für eine modifizierte Zahnbeinsubstanz ansah. Ich konnte feststellen, daß das Vitrodentin in keinerlei Weise dem Schmelz homolog ist und daß es, wie andere Dentinzonen, ebenfalls von der Pulpa abstammt (19).

Der Schmelz, ebenso wie die Schmelzmembran sind wahrscheinlich keine uralten Gebilde des Wirbeltierkörpers. Sie sind nur unter dem formativen Reiz der tiefer in der Haut gelegenen Hartgebilde entstanden. Die letzteren sind aber an beiden Seiten der gallertigen Unterhautschicht erschienen. Die äußere Schicht bedeckte die subepitheliale Seite der gallertigen Schicht und bildete einzelne Hautzähne. Die innere Seite der gallertigen Schicht stellte die Grundlage für die Ausbildung der lamellierten Knochenplatten vor, die im wenig beweglichen Kopf der benthonischen Formen zu einer weiten Knochenschicht zusammentraten.

Bei den Selachiern entstand eine frühzeitige Verschmelzung beider Schichten, das Knochengewebe hat seine lamellierte Struktur verloren, wie das bei den Ganoidenschuppen (*Lepidosteus*) und den Teleostierschuppen noch jetzt vorkommt. Deswegen hat sich bei den Selachiern die Kombination der einzelnen Basalplatte mit dem einzelnen Dentinkegel erhalten. STENSIÖ (13) glaubt aber, daß bei den ersten Selachiern die Knochengebilde in der Haut mächtiger waren.

Bei den Vorfahren der Ganoiden und bei den Teleostiern kam die Vergrößerung der Basalplatten früher zustande, zu einer Zeit, da sie mit den Dentinkegeln verbunden waren. Die Durchbohrung der Schuppen einiger Ganoiden (*Lepidosteus*) und Teleostier (*Balistes*) durch Gefäßkanäle deutet auf die Entstehung der Basalplatten bei diesen Fischen durch ein Zusammenwachsen einzelner Schuppen. Deswegen verbinden sich die Zähnchen mit den Basalplatten in der Ontogenese der Ganoiden und der Teleostier nur sekundär.

Die weitere Umbildung der gallertigen Unterhautschicht in die Substanz der Belegschicht führte zur Reduktion der Hautzähnchen; bei den Stören ist aber nachträglich auch die Deckschicht reduziert

worden. Die Schuppe der Störe ist also eine am stärksten reduzierte Fischschuppe. Bei den Teleostiern geht die Schuppenreduktion in zwei Richtungen vor sich: bei den Pleuronectiden kann die Belegschicht verschwinden, bei den Plectognathen bleibt manchmal nur die Belegschicht (*Orthagoriscus*, *Tetrodon*) bestehen.

Dem Unterschied zwischen dem Ganoin und der Substanz der Belegschicht der Teleostierschuppe kommt keine prinzipielle Bedeutung zu. Es wäre besser, die Ganoinschicht einfach als Beleglage zu bezeichnen und den Namen *Ganoidea* fallen zu lassen.

Die Schädelknochen und die knöchernen Flossenstrahlen (*Lepidotrichia*) weisen den Weg, auf welchem die Schuppen zu Bestandteilen des Endoskelets geworden sind. Noch bei den Ganoiden sind die Flossenstrahlen aus Schuppen aufgebaut. Es ist bemerkenswert, daß bei den Pleuronectiden auch das Gallertgewebe aus der Haut mit den Flossenstrahlen zusammen in die Tiefe der Flossenplatte eindringt und damit den ursprünglichen Zusammenhang zwischen dem Knochen- und Gallertgewebe dokumentiert.

Die Struktur des Knochens in der Basalplatte der Schuppe ist sehr variabel. Nur in einigen Fällen wiederholt sie die Zusammensetzung des dichten Coriums aus den Lamellen mit sich überkreuzenden Faserbündeln. In anderen Fällen sind die Fasern nicht zu Lamellen zusammengepreßt, sondern verlaufen einzeln in einer gemeinsamen Richtung, wie im Zahnbein. Außer den eigentlichen Knochenfasern nehmen aber am Bau des Knochens noch zahlreiche SHARPEYsche Fasern teil. Da die letzteren entweder verkalkt sind oder unverkalkt bleiben, manchmal auch zum Teil nur verkalkt sein können, kommt eine weitgehende Mannigfaltigkeit in der Mikrostruktur der Schuppen zustande.

Die unverkalkten, einander parallel verlaufenden SHARPEYschen Fasern kennzeichnen die Pseudodentinstruktur des Knochengewebes, die sich sehr oft im Bau der Fischschuppen äußert. Die Knochenschilder an der Haut von *Bothus maeoticus* zeigen am deutlichsten diese Pseudodentinstruktur. Der Vergleich der Schilder mit den ctenoiden Schuppen von *Solea nasuta* PALL. und mit den cycloiden Schuppen von *Pleuronectes flesus* var. *luscus* (aus dem Schwarzen Meer) weist eine vollkommene Homologie zwischen diesen Hautgebilden nach. Beim letztgenannten Fisch lassen sich neben der Seitenlinie Schuppen mit einem verdickten vorderen Abschnitt und an der Flossenbasis knöcherne Schildchen mit äußeren und inneren Fortsätzen konstatieren. Sie stellen Übergangsformen zu den knöchernen Hautschildern des *Bothus* und zur

Pseudodentinstruktur ihrer basalen Schicht vor. Das Cosmin gehört dem Pseudodentin an.

Nach Durchforschung der Placoidorgane von *Raja* glaubte ich, daß für das Verständnis der Schuppenphylogenie die vermittelnde Ansich von VAN KAMPEN am besten sei und daß die Schuppenplatten und die Zähnchen von *Lepidosteus*, *Polypterus* und der Panzerwelse je für sich allein aus einer Reduktion vollständiger Placoidschuppen hervorgegangen seien. Den Beweis für diese Ansicht glaubte ich im Verschmelzen der großen Dachschuppe von *Raja* mit der kleinen Schuppe gefunden zu haben. VAN KAMPEN sagte nämlich, daß die Schuppenplatte bei den genannten Fischen eine Placoidschuppe ohne Zähnchen, die Zähnchen Placoidschuppen ohne Basalplatten seien; die Vereinigung beider müsse daher als ein sekundärer Zustand angesehen werden. Die doppelten Schuppen von *Raja* schienen mir den Weg zur vermutlichen Verbindung der Schuppenbestandteile zu weisen. Jetzt, nach der Übersicht eines formenreicheren Materials, finde ich keine Notwendigkeit mehr, die vermittelnde Ansicht von VAN KAMPEN zu teilen und sehe in den Placoidschuppen der Selachier keine ursprüngliche Schuppenform der Fische mehr.

In meinen mit CHINKUS zusammen ausgeführten Untersuchungen (44) zeigte ich, daß die Mikrostruktur des Knochengewebes die wesentlichen Züge der Mikrostruktur der Basalplatte der Fischschuppen wiederholt. Die Substanz der Basalplatte ist also als eine echte Knochensubstanz anzusehen; deswegen hat es keinen Sinn, sie mit einer besonderen Bezeichnung, wie Isopedin, zu belegen.

Die Substanz der Decklage ist ebenfalls dem Knochengewebe nahe verwandt. Wie in der Knochengrundsubstanz, sind innerhalb der Decksubstanz verschiedene Differenzierungsmöglichkeiten konstatierbar (bei *Diodon*). In sie können ebenfalls collagene Fasern eindringen und in ihr unverkalkt bleiben (*Balistes*, *Ostracion*); Basophilie ist dem jungen, noch nicht verkalkten Knochen eigen. Das junge Zahnbein ist auch basophil und fibrillenlos. Wahrscheinlich bewahrt die Decksubstanz jenen ursprünglichen Zustand des Knochengewebes, in welchem es sich befand, als noch eine homogene verkalkte Grundsubstanz ohne Fibrillendifferenzierung existierte. Die Decksubstanz enthält keine Zellen, im Knochengewebe der Placoidschuppen sind meistens ebenfalls keine Zellen vorhanden; in der Basalschicht der Teleostierschuppe fehlen Zellen ebenso, wie im Knochen des Endoskelets mancher Knochenfische (Osteoid von KÖLLIKER).

Die vorgeschlagene Vorstellung über die Homologie der Schuppen-

bestandteile hilft uns nicht nur die Frage nach der Phylogenie der Schuppen zu lösen, sondern auch die Frage nach der morphologischen besonderen Bedeutung der abweichenden Schuppenformen verstehen. Bei den Pleuronectiden finden wir eine ununterbrochene Reihe von Übergangsstadien von der typischen cycloiden Schuppe zu der ctenoiden und zu den massiven knöchernen Hautgebilden vor. Bei den Plectognathen erkennen wir in der Schuppe von *Balistes* eine modifizierte Ctenoidschuppe. Beim *Ostracion* stellt sein Hautschildchen eine weitere Entwicklung der Eigentümlichkeiten der *Balistes*-Schuppe vor, die sich in der eigenartigen Struktur der Belegschicht, ebenso wie der basalen Schicht äußert. Im Dorn von *Diodon* erkennen wir eine neue Modifikation jener Merkmale, die den Schuppen von *Balistes* und von *Ostracion* eigen sind, während beim *Tetrodon* und beim *Orthagoriscus* die basale Schicht ganz reduziert werden kann und die Schuppe nur von der Decksubstanz gebildet wird.

Bei den Gymnophionen sind beide Schichten der Fischschuppen erhalten, bei den Stegocephalen war wahrscheinlich nur die basale Schicht vorhanden. Bei den Anuren sind nur Reste des basophilen Gallertgewebes zu finden. Diese Reste, die gallertartigen Lamellen der Siebschicht, können wir für Rudimente der gallertigen Bedeckung der Fischschuppen oder als unverkalkte Reste der Deckschicht jeder einzelnen Schuppe ansehen. Ich möchte noch unterstreichen, daß in die Siebschicht collagene Fasern eintreten, deren Verhalten an die in die Schuppen eintretenden Sharpeyschen Fasern erinnert. Im Bestand der Schuppen der *Anamnia* können wir also folgende ihnen gemeinsame Schichten unterscheiden. Am beständigsten ist die knöcherne Basalplatte, die aus faserigem oder lamelliertem Knochengewebe besteht. An der äußeren Seite der Basalplatte befindet sich basophiles Gallertgewebe. Bei den Ganoiden und bei den Teleostiern erscheint inmitten des Gallertgewebes noch die ebenfalls basophile Belegschicht. Bei den Selachiern, Crossopterygiern und den Panzerwelsen entsteht an der äußeren Seite des basophilen Gallertgewebes das Zahnbein. Die Basalmembran des Epithels über dem Zahnbein ist verkalkt und stellt die Schmelzmembran vor.

Die Mannigfaltigkeit der Schuppenformen bei den *Anamnia* entsteht auf der Grundlage einer specifischen Differenzierung einzelner Schuppenbestandteile oder ihrer Reduktion. Die Schuppe kann bis zur gallertigen Schicht reduziert werden, dann erscheinen die gallertgewebigen Polster in der Haut der *Anamnia* als Schuppenrudimente oder eher als Rudimente der Schuppentaschen.

Die ursprüngliche Struktur der Haut der Wirbeltiere und der *Acrania* war somit durch das Vorhandensein von drei Schichten: Epithel, faserige Schicht und Gallertschicht charakterisiert. Alle drei Schichten sind beim *Amphioxus* erhalten. Bei den recenten Cyclostomen sind die gleichen drei Schichten im Kopfe von *Ammocoetes* (TRETJAKOFF 20) konstatiert worden. Bei den Selachiern verwandelt sich die Gallertschicht in die Pulpa jedes einzelnen Placoidorgans. Bei den Knochenfischen bleibt sie an der äußeren Oberfläche der Schuppen bestehen. Bei den Amphibien (TRETJAKOFF 15) nimmt sie das Aussehen einer siebförmigen Hautschicht an.

Literaturverzeichnis.

1. GOODRICH, E. S., 1908: On the scales of fishes. Proc. Zool. Soc.
2. — 1909: Vertebrata craniata. Ray Lankester. A treatise on zoologie. P. 9.
3. GUNTHER, 1870: Catalogue of the Fishes in the British Museum. 8.
4. JACOBSHAGEN, 1923: Placoidorgane und Selachierzahne. Verh. d. anat. Ges. Heidelberg.
5. KASCHKAROFF, D., 1914: Materialien zur vergleichenden Morphologie der Fische. Vergl. Studium der Organisation der Plectognathi. Bull. de la Soc. des Natur. de Moscou. N. S. 26.
6. VAN KAMPEN, 1927: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere (IHLE, NIERSTRASZ, VERSLUYS).
7. KLAATSCH, H., 1890: Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. GEGENBAURS Morph. Jahrb. 16.
8. SEWERTZOFF, A., 1924: Die Entwicklung der Deckknochen des Schadels von Amia calva.
9. — 1924: Development of the dorsal fin of Polypterus Delhesi. Journ. of Morph. 38, 4.
10. — 1926: The development of the scales of Acipenser ruthenus. Ib. 42, 2.
11. — 1925: Übersicht der Untersuchungen uber die vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Schr. des Wiss.-Forschungsinstituts fur Zoologie. 1. Moskau.
12. SCHEINIS, 1923: The reticular layer of the amphibian skin. Proceed. of the I Congress of Russian Zoologistes, Anat. and Hist.
13. STENSIO, E., 1927: The dowtonian vertebrates of Spitzbergen. Pl. Cephalaspidae. Skr. Svalbard og Nordishavet (Norske Vid. Akad.). 12.
14. TRETJAKOFF, D., 1924: Die Haut der Schwarzmeerbutte. Ber. d. wiss. Forschungsinstitute in Odessa. 1.
15. — 1924: Die Schuppenrudimente an der Haut der Amphibien. Ibid.
16. — 1924: Das Dentin und das Pseudodentin bei den Selachiern. Ibid.
17. — 1926: Die Haut der Plectognathen. Ibid. 2.
18. — 1927: Das basophile Gallertgewebe. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch. 9.

19. TRETJAKOFF, D., 1927: Die Hautschuppen von Raja clavata. Arch. russes d'Anatomie, d'Histol. et d'Embryologie. 6, 2.
20. — 1929: Die schleimknorpeligen Bestandteile im Kopfskelett von Ammocoetes. Zeitschr. f. wiss. Zool. 133, 3/4.
21. — und CHINKUS, 1927: Das Knochengewebe der Fische. Zeitschr. f. Anat. u. Entw. 83.
22. WIEDERSHEIM, 1880: Histologie der Dipnoerschuppen. Arch. f. mikr. Anat. 18.
23. WEIDENREICH, 1926: Über den Schmelz der Wirbeltiere und seine Beziehungen zum Zahnbein. Zeitschr. f. d. ges. Anat. 76.
24. WILLIAMSON, W. C., 1849: On the microscopical Structure of the Scales and dermal Teeth of some Ganoid and Placoid fishes. Philos. transact. of the z. Soc. of London. P. 1.
25. — 1851: Investigations into the Structure and development of the scales and bones of fishes. Ibid. P. 2.

Über Fluorescenzerscheinungen an Gastropodenschalen.

Von

Dr. **Erich Furreg** und Dr. **Friedrich R. von Querner.**

(Aus dem wissenschaftlichen Laboratorium der Graphischen Lehr- und Versuchsanstalt [Bundesanstalt] in Wien.)

Mit 13 Abbildungen im Text und Tafel 5 und 6.

Einleitung.

Unter Fluorescenz versteht man die Fähigkeit einzelner Stoffe, Strahlen bestimmter Wellenlänge zu absorbieren, jedoch die so empfangene Energie nicht thermisch oder chemisch umzusetzen, sondern als Strahlen einer anderen Wellenlänge wiederum auszusenden. Der Vorgang stellt somit keine einfache Remission dar, es handelt sich vielmehr um eine Verwandlung der auftreffenden Strahlen in solche von anderer Wertigkeit, was sich nach einer erstmalig von STOKES festgestellten Gesetzmäßigkeit derart vollzieht, daß die emittierten Strahlen stets langwelliger (weniger brechbar) sind als die erregenden. Am sinnfalligsten werden diese Erscheinungen, wenn ultraviolette, für unser Auge nicht wahrnehmbare Strahlen nach ihrem Auftreffen auf einen bestimmten Körper eine Beugung über die bei etwa 400 $\mu\mu$ liegende Sichtbarkeitsschwelle des Spectrums erfahren, wenn also ein Körper sichtbar leuchtet ohne sichtbar beleuchtet zu sein.

Die Fähigkeit zu fluorescieren, bildet ein physikalisch-chemisches Charakteristikum einer Reihe von Stoffen, welches sich zu deren raschen und sicheren Unterscheidung insbesondere in solchen Fällen vorzüglich eignet, wo chemisch verschiedene Substanzen im gewöhnlichen Licht ein völlig gleichartiges Aussehen haben, oder wo es sich um den Nachweis einer sehr geringen Menge eines bestimmten Stoffes, sei es in trokkenem Zustand oder in Lösung, handelt. Die Fluorescenz ist ein Merkmal von so zweifelloser Augenscheinlichkeit, daß sich die vielseitige Verwendbarkeit der darauf gegründeten Untersuchungsmethode bereits mehrfach überzeugend erweisen konnte. Und seitdem mit der

Hanauer Analysenquarzlampe ein einfacher Apparat zur Verfügung steht, der andere, kostspielige Einrichtungen zur Erzeugung ultravioletter Strahlen für die meisten Zwecke entbehrlich macht, hat die als »Luminescenzanalyse im filtrierten ultravioletten Licht« bezeichnete Methode in die verschiedensten Zweige wissenschaftlicher Forschung Eingang gefunden.

Auf dem Gebiet der Zoologie ist jedoch die Zahl der bisher vorliegenden Arbeiten über Fluorescenzuntersuchungen nicht groß; meistens bildeten praktische Fragen den Ausgangspunkt der Versuche. Eine Übersicht über die diesbezügliche Literatur findet sich bei DANCKWORTT (1928), S. 95—96.

Wir hatten uns die Aufgabe gestellt, mit Hilfe dieser neuen Methode konsequente Untersuchungen an den Baumaterialien des Tierkörpers durchzuführen und verzeichnen als ersten Erfolg unserer Arbeiten die Feststellung besonders auffälliger Erscheinungen an den Schalen einiger Schneckengattungen. Darüber berichteten wir vorerst in einer vorläufigen Mitteilung (FURREG und QUERNER 1929); seither vervollständigten wir unsere Beobachtungen auf der Grundlage eines weitaus reichhaltigeren Materials und können mit der folgenden ausführlichen Darstellung diesen Teil unserer Untersuchungen zum Abschluß bringen.

Es handelt sich hier um das Auftreten einer roten Fluorescenz an Gastropodenschalen. Die rote Fluorescenz ist als eine extreme Bestätigung der STOKESschen Regel zu werten, denn sie bedeutet eine Verschiebung der Wellenlängen zwischen auftreffenden und ausgesendeten Strahlen um rund 300 $\mu\mu$. Sie ist dementsprechend sehr selten, während Fluorescenzerscheinungen in blauer oder violetter Farbe, also innerhalb von Wellenlängen, die dem ultravioletten Ende des Spectrums am nächsten liegen, relativ häufig zu beobachten sind. KÖGEL (1928) bemerkt ausdrücklich (S. 26): »Es wäre auch von vornherein nur in den allerseltensten Fällen anzunehmen, daß ein trockener Farbstoff unter auffallendem Ultraviolett rot fluorescieren würde. Eine solche Erscheinung wäre als eine verhältnismäßig große Seltenheit zu betrachten, so daß es wünschenswert wäre, daß einwandfreie Feststellungen roter Fluorescenz dann auch bekanntgemacht würden.«

Die vorliegende Arbeit soll an einem, wenn auch ziemlich eng begrenzten Gebiet die Brauchbarkeit der Luminescenzanalyse für die speziellen Zwecke der Zoologie demonstrieren. Die Heranziehung der Fluorescenzphänomene hat eine Verbreiterung des Feldes visueller Beobachtung zur Folge, ist aber nicht nur von morphologischem Interesse, sondern auch bei der Beantwortung systematischer und physiologischer Fragen verwendbar.

Eine lohnende Aufgabe für den Chemiker könnte es sein, die chemische Zusammensetzung des rot fluorescierenden Stoffes zu ermitteln, dessen Vorkommen merkwürdigerweie auf die hier behandelten Gastropodengenera (und vielleicht einige weitere, von welchen uns vorläufig keine Vertreter zur Verfügung standen) beschränkt zu sein scheint; denn trotzdem wir eine überaus artenreiche Conchyliensammlung durchsuchten, konnten wir bisher das gleiche Phänomen sonst an keiner Stelle nachweisen.

Ehe wir auf die Beschreibung der beobachteten Erscheinungen eingehen, ist es notwendig, einiges über die physikalischen Voraussetzungen und die Versuchsanordnung zu sagen.

Lichtquelle und Beobachtungstechnik.

Im Anschluß an die oben wiedergegebene Äußerung bemerkt Kögel (1928, S. 26): »Es soll aber dann nicht unterlassen werden, die Methode, mit der man diese Fluorescenz festgestellt haben will, auch anzugeben.« Er hat nämlich des öfteren darauf hingewiesen, daß das Nickeloxydglasfilter der Hanauer Analysenlampe für rote Strahlen durchlässig ist, die bei bestimmten Absorptionsverhältnissen rote Fluorescenzen vortäuschen können. Wir wollen deshalb die von uns verwendete Apparatur sowie einige Erfahrungen hinsichtlich der Beobachtungstechnik in Kürze schildern.

Als Lichtquelle diente uns eine Hanauer Analysenquarzlampe für 220 Volt Gleichstrom (2,5 Ampère), deren Quecksilberdampfbrenner 2000 Hefnerkerzen sichtbaren Lichtes ausstrahlt. Das Spectrum des (ungefilterten) Lampenlichtes zeigt einen außerordentlichen Reichtum an kurzwelligen, ultravioletten Strahlen, welche jedoch bei Vorhandensein starken sichtbaren Lichtes für die Fluorescenzuntersuchung nicht brauchbar sind, da die verhältnismäßig schwache Fluorescenz vom intensiven langwelligen Licht überstrahlt wird. Man versucht deshalb, das sichtbare Licht durch ein geeignetes Filter, welches möglichst viel Ultraviolett hindurchläßt, auszuschalten. Die Hanauer Analysenlampe besitzt ein derartiges Filter aus Nickeloxydglas, das in einem Fenster des sonst lichtdichten Lampengehäuses angebracht ist. Das bei unseren Beobachtungen verwendete hatte eine Dicke von 3,5 mm.

Die Unvollkommenheiten dieser Filter sind einerseits die, wenn auch geringe, Durchlässigkeit für rote Strahlen, die mitunter — jedoch keineswegs häufig — stören oder die Ursache von Irrtümern sein können, andererseits der Verlust an Ultraviolett, der, insbesondere was die Strahlen von 300 $\mu\mu$ abwärts betrifft, ein sehr beträchtlicher bzw.

totaler ist. Hingegen gehen die überaus wirksamen Strahlengruppen um 366 und 312 $\mu\mu$ ungeschwächt durch das Filter, und gerade diese Wellenlängen kommen für die Hervorrufung von Fluorescenzerscheinungen hauptsächlichst in Betracht.

Um nach jeder Richtung gegen Fehler und Irrtümer gesichert zu sein, war es uns darum zu tun, über eine exakte Messung unserer Lichtquelle zu verfügen. Abb. 1 zeigt die Spectren des freien Quarzlampenlichtes (oben) und der durch das Nickeloxydglasfilter gehenden Quecksilberdampfstrahlung (unten). Die einwandfreien Aufnahmen verdanken wir Herrn Prof. Ing. Otto Krumpel, der sie für uns mit dem großen Quarzspectrographen der Graphischen Lehr- und Versuchsanstalt (Bundesanstalt) in Wien herstellte. Die Expositionszeit betrug für jede Aufnahme 5 Sekunden, wodurch lediglich die Maxima der Spectren abgebildet erscheinen. Das Spectrum des gefilterten Lichtes

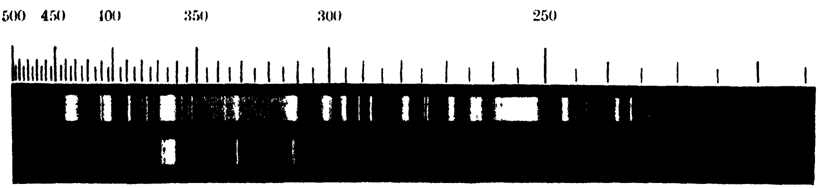


Abb. 1 Oben Spectrum der Hanauer Analysenquarzlampe ohne Filter. Unten: Spectrum der gleichen Lichtquelle bei Vorschaltung des Nickeloxydglasfilters. Wellenlängen in $\mu\mu$

erweist deutlich den Verlust an kurzwelligem Ultraviolett, aber auch die Ausschaltung bzw. Abschwächung der für das Auge sichtbaren Linien über 400 $\mu\mu$. Bei 300 $\mu\mu$ ist am Negativ und an der Kopie eine schwache Linie zu sehen, die aber in der autotypischen Reproduktion verschwindet. Die rote Strahlung gelangt auf diesen Spectrophotographien nicht zur Abbildung, da die Skala nur bis 500 $\mu\mu$ reicht.

Daß rote Strahlen durch das Nickeloxydglasfilter gehen, ist richtig; man kann sich davon jederzeit leicht überzeugen, wenn man durch das Filter gegen eine starke Glühbirne sieht. Der Glühfaden der Lampe erscheint dann rot. Aber die Stichhaltigkeit der Vermutung, daß die Rotdurchlässigkeit eine Fehlbeobachtung zur Folge hatte, läßt sich auf einfache Weise dadurch prüfen, daß man, wie Kögel angibt, eine mit einer Kupfersulfatlösung gefüllte Küvette zwischen Objekt und Lichtquelle bringt. Leuchtet das Objekt auch dann noch in roter Farbe, dann ist dieses Rot unzweifelhaft ein Fluorescenzphänomen, denn die blaue Kupfersulfatlösung absorbiert alle von der Lampe etwa ausgehenden roten Strahlen.

Wir haben bei allen in dieser Arbeit behandelten roten Fluorescenzerscheinungen diese Probe durchgeführt und wässerige Lösungen von $CuSO_4$ im Mischungsverhältnis 1 : 10, 1 : 5 und bis zur Sättigung gesteigert vorgeschaltet. Die Erscheinungen blieben — bis auf ihre Helligkeit, die natürlich mit zunehmender Konzentration der Lösung abnahm — in allen Fällen unverändert; es waren somit zweifellos echte Fluorescenzen.

Bei der Beschreibung und komparativen Auswertung der von uns festgestellten Fluorescenzerscheinungen ergab sich im Verlaufe der Arbeit bald eine Schwierigkeit, die unserer Ansicht nach bei jedem Versuch einer vergleichenden Behandlung von Fluorescenzen früher oder später auftreten muß; es ist dies der Mangel an sprachlichen Ausdrucksmitteln für die Farbqualitäten der beobachteten Phänomene. Einerseits unterscheiden sich die Farben der meisten fluorescierenden Objekte von jenen im gewöhnlichen Licht sichtbaren dadurch auffällig, daß erstere eine ganz eigentümliche Leuchtkraft, einen besonderen Glanz besitzen, ein Eindruck, der noch durch den Umstand verstärkt wird, daß die fluorescierenden Partien haufig in einer stumpfen oder völlig unsichtbaren Umgebung liegen, von welcher sie sich umso stärker abheben. Dieses charakteristische Aussehen prägt sich jedem, der einmal eine größere Anzahl fluorescierender Körper untersucht hat, als eine wesentliche, aber letztlich imponderable Qualität dieser Erscheinungen ein. Andererseits zeigen die Fluorescenzen einen derartigen Reichtum an Farbnuancen (das Auftreten monochromatischer Farben ist äußerst selten), daß wir bei ihrer Beschreibung mit Ausdrücken wie »rötlichgelb«, »gelbstichiges Rot«, »blauviolett« oder dergleichen kaum das Auslangen finden. Überdies haftet diesen Bezeichnungen eine starke subjektive Note an, die es bei einiger Breite des Untersuchungsmaterials auf die Dauer unmöglich macht, gedeihlich vorwärts zu kommen. Wir waren deshalb bestrebt, die Charakterisierung unserer Beobachtungen im Bereich objektiver Meßbarkeit durchzuführen und untersuchten die auftretenden Fluorescenzfarben spectroskopisch auf ihre Zusammensetzung. Hierbei bedienten wir uns eines Vergleichsspectroskops von Zeiss, welches wir so aufstellten, daß sein Objekttisch von der Analysenlampe bestrahlt war, befestigten darauf die Schneckenschalen in geeigneter Lage und verzeichneten die gefundenen Werte in einem Spectralschema. Die in Abb. 13 dargestellten Spectren sind bei größter Spaltbreite des Spectroskops notiert, die Orte der maximalen Werte außerdem durch Verengerung des Spalts genau bestimmt.

Diese Art der exakten Aufzeichnung sonst schwer vergleichbarer Farbnuancen erscheint uns als der einzige Weg, um aus nutzlosen Diskussionen über Verschiedenheiten der Einzelbeobachtungen zu einer einwandfreien und brauchbaren Mitteilung zu gelangen. Denn aus den Spectren sind sowohl die Wellenlängen als auch die relativen Helligkeiten eindeutig zu entnehmen.

Eine Prüfung der roten Fluorescenzen mit dem Polarisationsphotometer führte zu negativen Resultaten, es waren keinerlei Polarisationserscheinungen nachweisbar.

Die äußerliche Untersuchung der Gastropodenschalen erforderte keine besondere Versuchsanordnung; die Schalen wurden in dem gegen Lichteinfall von außen geschützten Raum der Analysenlampe unter dem Filter betrachtet. Die auf Taf. 5 wiedergegebenen Abbildungen der Schalen sind gewöhnliche Photographien, in welche die fluorescierenden Stellen mit der Hand eingetragen wurden. — In der Aufstellung zur mikroskopischen Untersuchung der Schalendünnschliffe folgten wir im wesentlichen den Angaben bei Danckwortt (1928, S. 85 und Abb. 27). Die Filterscheibe wurde in das rückwärtige Fenster des Lampengehäuses eingesetzt, das Mikroskop so hoch gehoben und der Lampe genähert, daß sich die vordere Kante des Objekttisches an den unteren Rand des Fensters anschloß. Die von Danckwortt empfohlene Abblendung des Filters erscheint uns entbehrlich, hingegen ist es vorteilhaft, den Lampenwiderstand mit einer Asbestplatte zu verkleiden, um eine übermäßige Erwärmung des Mikroskops zu vermeiden. Auch von der Einschaltung eines Schutzglases in das Mikroskopocular kann man Abstand nehmen, wenn man nicht mehrere Stunden hindurch beobachtet; denn der Großteil des etwa reflektierten Ultravioletts wird sicherlich vom Glaslinsensystem des Mikroskops absorbiert. Mit der geschilderten Anordnung konnten wir bequem bis zu einer 200fachen Vergrößerung gelangen, und sogar binoculare Untersuchungen waren möglich. Die (einseitige) Bestrahlung des Objekts war völlig ausreichend, eine Verstärkung der Beleuchtung durch Opakspiegel haben wir nicht benötigt. Nur ist es zweckmäßig, die am Revolver des Mikroskops befestigten anderen Objektive abzuschrauben, weil diese das Bildfeld beschatten.

Da die Beobachtungen nur im auffallenden Licht ausgeführt wurden, bedurften wir keiner Quarzobjektträger. Die Schliffe lagen offen, ohne Deckglas, unter dem Objektiv, den als Einschlußmittel beim Schleifen gebrauchten Canadabalsam entfernten wir durch vorsichtiges Betupfen mit Benzin, da dessen milchige Fluorescenz sonst außerordentlich

störend wirkt. Die Zeichnungen der Dünnschliffe (Taf. 6) wurden bei normalem Licht angefertigt, die fluorescierenden Partien hierauf nach den Feststellungen im Ultraviolett eingetragen.[1])

Untersuchungen an Schalenoberflächen.

Wir begannen unsere Fluorescenzuntersuchungen von Schneckenschalen an Hand eines ausgewählten Materials, welches Vertreter vieler Gastropodenfamilien enthielt. Während aber an den meisten Formen bei der Bestrahlung mit ultraviolettem Licht keine nennenswerten Erscheinungen zu bemerken waren, fanden wir an Schalen aus den Familien *Trochidae* und *Turbinidae* so auffallende Fluorescenzen, daß wir schließlich unsere Beobachtungen auf die zu jenen Familien gerechneten Gattungen konzentrierten und bestrebt waren, diese auf der Grundlage eines möglichst artenreichen Materials zu bearbeiten; vor allem auch, um festzustellen, ob der natürliche Zusammenhang der Arten und Gattungen, welchen man bei ihrer systematischen Einordnung und Begrenzung im Auge hatte, im Hinblick auf das physikalisch-chemische Merkmal der Fluorescenz seine Bestätigung erhält. Denn gleiche Fluorescenzerscheinungen haben das Vorhandensein des gleichen fluoreszierenden Stoffes zur Voraussetzung, woraus, sofern dieser Stoff nicht als durchgängig oder über viele Gruppen verbreitet nachzuweisen ist, der Schluß gezogen werden kann, daß die betreffenden Formen einander nahestehen und deshalb von denselben systematischen Begrenzungslinien (seien es nun Art-, Gattungs- oder Familiengrenzen) umfaßt werden. In der Tat kamen wir auf dem umgekehrten Weg, von der gegebenen systematischen Einteilung ausgehend, zu der Feststellung, daß die Fluorescenzen hinsichtlich ihrer Farbe und der Verteilungsweise auf der Schale mindestens Gattungscharaktere, hinsichtlich ihrer Form (als Zeichnung) Artmerkmale darstellen. Sie sind demnach, genau wie die gewöhnlichen Färbungen und Zeichnungen des Gastropodengehäuses, für die Systematik verwendbar, sind durch ihre physikalisch-chemische Besonderheit von anderen Einlagerungen der Schale leicht und zweifellos zu differenzieren und außerdem, da ihr Nachweis zugleich über konstitutionelle Eigentümlichkeiten des Stoffes Aufschluß gibt, auch als Kennzeichen von Gruppen höherer systematischer Wertigkeit zu gebrauchen, wie das spezielle Vorkommen eines bestimmten Stoffes (z. B. Kieselsäure) in den Diagnosen von Ordnungen oder Familien Anwendung findet.

Dem ins einzelne gehenden Bericht über unsere Beobachtungen sei noch vorausgeschickt, daß — im gewöhnlichen Licht betrachtet —

die Grundfarbe der Schneckenschale meistens weiß ist, aber in den oberflächlichen Partien häufig von farbigen Einsprengungen kleineren oder größeren Ausmaßes verdrängt wird, welche in mannigfaltiger Gestalt, als Flecken, Streifen, Linien usw. oder aber als gleichmäßiger Überzug des Gehäuses auftreten können. Dabei sind rote, rotbraune und braune Farbstoffe vorherrschend. Diese Färbungen sind jedoch für die im filtrierten ultravioletten Licht sichtbar werdenden Fluorescenzen insofern völlig bedeutungslos, als der fluorescierende Stoff ohne Bezug auf die Farben der Schalenoberfläche verteilt erscheint, bisweilen in Form besonderer Zeichnungen, mitunter gleichmäßig über die ganze Schale, endlich aber auch lokalisiert an jenen Stellen, die gewöhnliche Farbstoffe enthalten. In diesen letzteren Fällen sieht es dann so aus, als ob der ursprüngliche Farbstoff fluorescierе. Das ist natürlich nicht ausgeschlossen, wäre jedoch nach unseren Erfahrungen eine Seltenheit, denn wir untersuchten eine überaus große Anzahl Schnecken- und auch Muschelschalen, von denen viele reichlich bunt gefärbt waren, ohne daß wir irgendwelche Fluorescenzphänomene wahrzunehmen vermochten. – Schließlich wollen wir noch darauf hinweisen, daß die Fluorescenzen (wie die gewöhnlichen Färbungen) ein leuchtendes oder samtartig mattes Aussehen haben können, je nachdem die Oberfläche des Gehäuses spiegelnd glatt (wie z. B. bei den meisten Arten der Gattung *Umbonium*), rauh oder körnig ist.

Familie *Trochidae*. Das Vorhandensein eines rot fluorescierenden Stoffes in der Schale scheint ein Merkmal zu sein, welches für sämtliche Vertreter der Familie Geltung besitzt. Jedenfalls konnten wir es bei sechs Gattungen der Familie (mit zusammen 70 Arten) nachweisen; hinsichtlich der Gattung *Trochus* gelangten wir bisher zu keiner abschließenden Beurteilung, da das uns vorliegende Material zu einer endgültigen Aussage nicht ausreicht. Wir behalten die diesbezügliche Vervollständigung der Beobachtungen einer späteren Mitteilung vor. Immerhin ist aus der Feststellung analoger Fluorescenzerscheinungen bei sechs Gattungen und einer so großen Anzahl von Arten der Schluß zulässig, daß die rote Fluorescenz über die Genusgrenzen hinaus ein Kriterium für die Zugehörigkeit zur Familie abgeben dürfte. Für die Gattungsdiagnosen ist dieses Merkmal dadurch zu verengern, daß auch die Gestalt der Fluorescenzen Erwähnung findet.

Gattung *Chrysostoma*. Die rote Fluorescenz tritt hier als ein zarter, gleichmäßiger Überzug der Schalenoberseite auf.

Chr. nicobarica Gm. (Abb. 2). Die Oberseite erscheint einheitlich fleischfarbig. Als eine Besonderheit ist anzumerken, daß die Ränder

des Schaleneinganges hell gelb fluorescieren (Spectrum *J* in Abb. 13), eine Erscheinung, die wir allein bei dieser Art, andeutungsweise allerdings auch bei *Chr. paradoxa*, beobachteten, gerade deshalb aber verzeichnen müssen. — *Chr. paradoxa* Born. Oberseite rosa bis blaurosa und braunrot. Schalenöffnung mitunter gelblich fluorescierend.

Gattung *Tegula* (*Omphalius*). Die rote Fluorescenz ist meistens an die im gewöhnlichen Licht braunen Flecken und Zeichnungen gebunden, überdies scheint die Schalenspindel von der rot fluorescierenden Substanz durchsetzt zu sein.

T. carinifera Beck. An der Oberseite fluorescieren die rötlichen Flecken in roter Farbe, an der Unterseite ist um den Nabel ein roter Rand zu sehen. — *T. carneola* Lm. Die rotbraunen Stellen der Oberseite fluorescieren rot. — *T. cruciata* Beck. Die rotbraunen Flecken an der Ober- und Unterseite leuchten blutrot. — *T. fasciata* Born.



Abb. 2 *Chrysostoma nicobarica* Vergr. 1½ ×.



Abb. 3. *Tegula fasciata.* Vergr. 1½ ×.

(Abb. 3). An der Oberseite leuchten einzelne Stellen rötlich, der Rand der Schalenöffnung ist bisweilen rot. Der Nabel und die Auskleidung der Columella fluorescieren gleichfalls rot, am Scheitel des Gehäuses, wo die farbstoffführenden Schichten fehlen, sehr dünn oder auch abgewetzt sind, treten die ersten Windungen der Schale als hellrote Spirale von etwa 360° hervor. Der rot fluorescierende Stoff scheint demnach in den ersten Wachstumsstadien der Schnecke reichlicher abgelagert zu werden als später.

Gattung *Clanculus*. Bei den Arten dieser Gattung ist die rot fluorescierende Substanz meistens gleichmäßig über die ganze Oberfläche der Schale verteilt, nur in einigen Fällen scheinen einzelne Teile des Gehäuses bevorzugt oder die Fluorescenzen an bestimmte Farbstoffe gebunden zu sein. Die in Abb. 13, A und B, dargestellten Spectren sind für die Gattung charakteristisch. Die verhältnismäßig intensiv dunkle Tingierung der Schale bedingt die geringe Helligkeit der Farbe; ein Vergleich der Maxima erweist die weitgehende Ähnlichkeit der Spectren. Etwa die Mittelwerte aus A und B ergeben das für die Gattung typische

Spectrum. Bei drei Arten, *Cl. aloysii*, *Cl. atypicus* und *Cl. danieli*, konnten wir keine rote Fluorescenz nachweisen, was entweder gegen die systematische Einordnung dieser Arten spricht oder darauf zurückzuführen ist, daß uns eine zu geringe Anzahl von Exemplaren zur Verfügung stand; wie wir nämlich in jenen Fällen feststellen konnten, wo uns von ein und derselben Art Hunderte Stücke vorlagen, können die Fluorescenzen mitunter gänzlich fehlen. Was seinen Grund wahrscheinlich in der Überlagerung durch nicht fluoreszierende Stoffe hat (die Fluorescenz ist ja eine Erscheinung, die nur an den oberflächlichen Partien auftritt). Solche Ausnahmsfälle sind jedoch sehr selten.

Cl. agrestis Chem. Roter Überzug über die ganze Schale; bei dunkler gefärbten Exemplaren ist das Rot etwas schwächer. — *Cl. aloysii* Wood. Keine Fluorescenz bemerkbar. — *Cl. anus* Phil. Rötlicher Überzug; die abgescheuerte Spitze, wo die Perlmutterschicht zum Vorschein kommt, fluoresciert in grünlichgelber Farbe. — *Cl. atropurpureus* Gould. Die im Tageslicht braunen Gehäuse leuchten tief blutrot. — *Cl. atypicus* Tredale. Fluoresciert nicht. — *Cl. bertheloti* Orb. Rötlicher Überzug, Spitze stärker rot. — *Cl. carinatus* A. Ad. Oberseite rötlich bis rot. — *Cl. ceylanicus* Nev. Oberseite rosarot. — *Cl. clangulus* Wood. An der Oberseite rötliche Flecken, der Schaleneingang ist von einem roten Rand eingefaßt; auch hier leuchtet die abgewetzte Spitze grünlichgelb. — *Cl. consobrinus* Tate. Dunkelroter Überzug. — *Cl. corallinus* Gm. Die dunkel gefärbten Schalen werden dunkelrot, die lichteren hellrot. — *Cl. cruciatus* L. Die ganze Schale erhält einen roten Überzug, bei dunkelfarbigen Stücken leuchtet die Spitze besonders stark rot. — *Cl. danieli* Crosse. Keine Fluorescenz zu sehen. — *Cl. depictus* A. Ad. Die ganze Schale bekommt einen rötlichen Stich, die braun gefärbten Stellen fluoreszieren dunkelrot. — *Cl. dunkeri* A. Ad. Ein rötlicher Stich ist wahrnehmbar. — *Cl. erubescens* Phil. Die Schale erhält einen rotvioletten Stich. — *Cl. flagellatus* Phil. Rosaroter Überzug. — *Cl. floridus* Phil. Rosaroter Überzug. — *Cl. gibbosus* A. Ad. Die rotbraunen Stellen der Oberfläche werden fleischrot. — *Cl. glomus* Phil. Rosaroter Überzug, die Spitze leuchtet hellrot. — *Cl. granoliratus* Monts. Rötlicher Überzug. — *Cl. guineensis* Gm. Die ganze Schale bekommt einen rosaroten Stich mit dunkleren roten Flecken. — *Cl. hizenensis* Pils. Roter Überzug. — *Cl. homalomphalus* A. Ad. Die lichteren Stellen an der Oberseite werden rosarot, an der Unterseite tritt ein roter Rand um den Schaleneingang auf; ein an der Öffnung gelegener zahnartiger Vorsprung leuchtet besonders auffallend rot. — *Cl. jussieui* Payr. Roter Überzug. — *Cl. limbatus* Gray (Abb. 4).

Die im gewöhnlichen Licht hellbraunen Stellen erscheinen intensiv rot gefärbt, die dunkleren werden rosarot; der äußere Rand der Schalenöffnung leuchtet hellrot. — *Cl. lupinus* Mke. Roter Überzug. — *Cl. margaritarius* Phil. (Spectrum *A* in Abb. 13). Die bräunlichgelben Wülste fluorescieren in hellroter Farbe; das Gehäuse erhält dadurch ein Aussehen, welches an die Schalen von *Cl. pharaonis* und *Cl. puniceus* erinnert (s. u.). — *Cl. maugeri* Wood. Rötlicher Überzug. — *Cl. maxillatus* Mke. Roter Überzug. — *Cl. microdon ater* Pils. Rosaroter bis dunkelroter Überzug. — *Cl. miniatus* Ant. Die rotbraunen Stellen fluorescieren bläulichrot. — *Cl. nodoliratus* A. Ad. Die lichteren Stellen an der Oberseite werden rot. — *Cl. obscurus* Dkr. Die Schalen sind, bei Tageslicht betrachtet, von tief schwarzbrauner Farbe; im Ultraviolett bekommt das Gehäuse einen rotvioletten Stich, an der Unterseite ist überall dort, wo die dunkle, aufgelagerte Schicht in den weißen Grundbaustoff übergeht, eine rosarote Fluorescenz zu sehen. — *Cl. personatus* Phil. Die dunkelgelben Stellen werden rosarot, die abgewetzte Spitze erscheint grünlichgelb. — *Cl. pharaonis* L. Die auch im gewöhnlichen Licht roten, spiralig verlaufenden Wülste fluorescieren sehr stark in roter Farbe. — *Cl. plebejus* Phil. Rosaroter bis rotvioletter Überzug. — *Cl. puniceus* Phil. (Spectrum B in Abb. 13). Die Schale fluoresciert lebhaft in roter Farbe, mit Ausnahme der schwarzen Stellen bzw. Wülste; dies nicht nur bei Exemplaren, welche im normalen Licht rot sind, sondern auch bei solchen, die braunrote oder lichtbraune Farbstoffe aufgelagert tragen. — *Cl. reevei* Phil. Das ganze Gehäuse bekommt einen rosaroten bis rotvioletten Stich. — *Cl. reticulatus* Wood. Die sonst braune Schale wird blaurot. — *Cl. ringens* Mke. Die sonst rotbraunen Stellen erscheinen blaurot. — *Cl. rubens* A. Ad. Die auch im gewöhnlichen Licht roten Schalen fluorescieren rot. — *Cl. stigmatarius* A. Ad. Diese Schalen zeigen im Tageslicht schmutziggelbe Wülste, auf denen vereinzelt rote Punkte stehen; im Ultraviolett fluorescieren sowohl die gelben als auch die roten Teile lebhaft rot. — *Cl. thomasi* Crosse. Rötlicher Überzug. — *Cl. undatus* Lm. (Abb. 1 auf Taf. 5). Die sonst schmutzigbraunen Schalen erhalten einen hellroten Überzug, der an den jüngsten Teilen des Gehäuses, also in der Nähe der Öffnung, besonders intensiv leuchtet; an der Unterseite sind ein roter Saum um den Eingang und ein breiter roter Streifen wahrzunehmen, welcher von der Öffnung an um den Nabel verläuft. — *Cl. unedo* A. Ad. Roter Überzug.



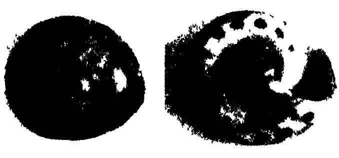
Abb. 4. *Clanculus limbatus*. Vergr. 1½×.

— *Cl. urbanus* GM. Rotvioletter Überzug. — *Cl. variegatus* A. AD. Rosaroter Überzug. — *Cl. vieilloti* PAYR. Die sonst braunen Gehäuse bekommen einen dunkelroten Stich, die Spitzen leuchten auffallend rot. — *Cl. villanus* PHIL. Rötlicher Überzug, die gelblichbraunen Stellen werden rot. — *Cl. yatesi* CROSSE. Rötlicher Überzug.

Gattung *Isanda*. Die uns vorgelegenen zwei Arten dieser Gattung weisen Fluorescenzerscheinungen in Gestalt eines über die gesamte Schalenoberfläche gleichmäßig ausgebreiteten rötlichen Überzuges auf. Sie schließen sich somit an die Verhältnisse bei der vorhergehenden Gattung an.

I. coronata A. AD. Die lichteren Exemplare zeigen einen rosaroten, die dunkleren einen hellroten Überzug. — *I. hemprichi* JOUL. Die überaus kleinen Schalen erhalten einen gelbroten Stich.

Gattung *Ethalia*. Dieses Genus ähnelt im Hinblick auf das Auftreten von Fluorescenzen einigermaßen dem nachfolgenden: die Fluorescenzerscheinungen sind an bestimmte Teile des Gehäuses gebunden oder folgen vorhandenen Zeichnungen der Schale.


Abb. 5. *Ethalia callosa*. Vergr. 1½ ×.

E. callosa SOW. (Abb. 5 und Spectrum C in Abb. 13). Die braunroten Flecken an der Ober- und Unterseite leuchten im Ultraviolett auffallend hellrot. — *E. carneolata* MELV. (Abb. 2 auf Taf. 5). Die Partie um den Nabel, die im gewöhnlichen Licht blaßrosa gefärbt ist, fluoresciert besonders lebhaft in hellroter Farbe; sonst sind keine Fluorescenzen bemerkbar. — *E. lifuana* FISCH. Die sonst rotbraune ringförmige Zeichnung wird rötlich.

Gattung *Umbonium* (*Rotella*). Die eigenartigen Fluorescenzerscheinungen bei dieser Gattung bildeten den Ausgangspunkt für unsere Untersuchungen an Gastropodenschalen. Unter zahlreichen Conchylien, die wir durchmusterten, befand sich auch ein Gehäuse von *U. vestiarium*, welches im Licht der Analysenquarzlampe so auffallende Fluorescenzen zeigte, daß wir uns veranlaßt sahen, zunächst weitere Exemplare dieser Species, dann alle für uns erreichbaren Vertreter der Gattung, schließlich die benachbarten bzw. zur gleichen Familie gerechneten Genera im Hinblick auf ihr Verhalten im Ultraviolett zu untersuchen. — Die *Umbonium*-Arten besitzen meistens Schalen mit einer spiegelglatten Oberfläche; dieser Umstand bedingt auch ein eigentümliches Aussehen der Fluorescenzen, die eine kaum zu übertreffende Helligkeit bzw.

Leuchtkraft aufweisen. Der rot fluorescierende Stoff ist in der Mehrzahl der Fälle in Form von Linien oder Flecken angeordnet oder bezeichnet durch regelmäßige Wiederholung von quer über den Schneckengang verlaufenden Streifen die periodisch zugewachsenen Teile des Gehäuses. Häufig ist auch die Columella von ihm durchsetzt und ihre verbreiterte Basis an der Unterseite der Schale leuchtet deshalb intensiv rot. Die Lokalisierung der Fluorescenzen als Bander, Linien und Flekken im Verein mit der großen Helligkeit der Farbe ruft (vor allem bei *U. vestiarium*) den Eindruck hervor, als ob das Gehäuse wie ein Lampion von innen erleuchtet sei. — Aus einem Vergleich der Fluorescenzphänomene resultiert hier die Vermutung, daß zwei oder sogar drei Arten, welche bisher als *U. costatum*, *U. moniliferum* und *U. superbum* unterschieden wurden, eine einzige Art darstellen. Bei den genannten Formen, die im Tageslicht hinsichtlich Form, Zeichnung, Färbung usw. weitgehende Ähnlichkeiten untereinander zeigen — die Unterschiede könnten durchaus als Verschiedenheiten zwischen lokalen Variationen einer Species angesprochen werden —, besteht eine bemerkenswerte Übereinstimmung im Aussehen der Fluorescenzen (vgl. die Abb. 3, 4, 5, 6, 7 und 8 auf Taf. 5); bei zwei Formen (*U. moniliferum* und *U. superbum*) sind sogar die Spectren der roten Fluorescenzfarben völlig gleich (beide als Spectrum E in Abb. 13 wiedergegeben). Diese Feststellungen sind jedenfalls ausreichend, um eine Revision der angeführten Arten zu rechtfertigen. — Das für die Gattung *Umbonium* typische Spectrum der roten Fluorescenz ergibt sich als Mittelwert aus den in Abb. 13, D, E, F und G verzeichneten Spectren, die sehr große Ähnlichkeit im Wesentlichen ihrer Zusammensetzung erkennen lassen.



Abb. 6. *Umbonium costatum*. Vergr. 1½×.

U. australe PHIL. Die braunen Streifen quer über den Schalengang fluorescieren dunkelrot. — *U. conicum* AD. et ROE. Die sonst sehr dunkle Färbung wird rotviolett. — *U. costatum* VAL. (Abb. 6, Abb. 3 und 4 auf Taf. 5, Spectrum D in Abb. 13). An der Oberseite treten rote Querstreifen (Proliferationsstreifen) und eine spiralig verlaufende Kette rot fluorescierender Stellen an dem der Spindel zugekehrten Rand des Ganges auf; die lichte Basis der Columella leuchtet hellrot (vgl. die Beschreibungen von *U. moniliferum* und *U. superbum*). — *U. depressum* A. AD. Kleine rosarote Flecken an der Oberseite. — *U. giganteum* LESS. An der Oberseite sind im Ultraviolett rote Querstreifen zu sehen,

die mitunter zu größeren Flecken zusammenfließen; außerdem zeigt sich ein am einwärts gewendeten Rand des Ganges auftretendes, spiraliges rotes Band, welches jedoch bisweilen unterbrochen sein kann. — *U. guamense* Quoy. Die braune Zeichnung wird rosarot. — *U. moniliferum* Lm. (Abb. 7. Abb. 5 und 6 auf Taf. 5, Spectrum E in Abb. 13). Fluorescenzerscheinungen ähnlich den bei *U. costatum* beschriebenen: rote Querstreifen über den Schalengang, rote Stellen in spiraliger Anordnung am inneren Rand des Ganges. Basisteil der Spindel rot leuchtend (vgl. auch *U. superbum*). — *U. superbum* Gould. (Abb. 8, Abb. 7 und 8 auf Taf. 5, Spectrum E in Abb. 13). Die uns vorgelegenen Stücke waren von sehr heller, etwas verwaschener Farbung, gleichwohl ist die Ähnlichkeit mit *U. costatum* und *U. moniliferum* augenfällig. Die Fluorescenzen im Prinzip wie bei den zwei angeführten Arten, wenn auch an der Oberseite bisweilen schwächer angelegt. — *U. suturale*



Abb. 7. *Umbonium moniliferum.* Vergr. 1½×.

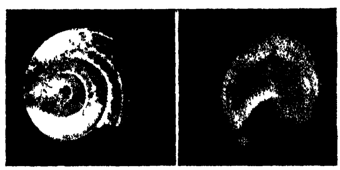


Abb. 8. *Umbonium superbum.* Vergr. 1½×

Lm. Rötliche Querstreifen oder Flecken an der Oberseite, Mittelteil der Unterseite rot. — *U. thomasi* Crosse. Die im gewöhnlichen Licht rotbraunen Ringe und Streifen an der Oberseite werden dunkelrot. — *U. vestiarium* L. (Abb. 9. 10 und 11, Abb. 9, 10, 11, 12, 13 und 14 auf Taf. 5, Spectren F und G in Abb. 13). Die Variationsbreite dieser Art ist außerordentlich groß. Im Tageslicht zeigen die Schalen bedeutende Verschiedenheiten, sowohl in der Färbung — die vom dunkelsten Schwarzgrün bis zum hellen Rosarot oder Gelb wechselt —, als auch hinsichtlich der Zeichnung, indem Längsstreifen verschiedener Breite und Farbe oder einheitliche Maserung der Oberfläche oder auch Streifen und Maserung zusammen auftreten können. In den Abb. 9—11 sind einige Typen — aber keineswegs Extreme — reproduziert. Des verschiedenartigen Aussehens wegen wurden die einzelnen Formen unter verschiedenen Artnamen, wie *Rotella elegans*, *lineata*, *lineolata*, *rosea*, *vestiaria*, angeführt; daß es sich aber in der Hauptsache um eine einzige Species mit weiter Variabilität handelt, wird schon aus der Tatsache wahrscheinlich, daß an ein und derselben Fundstelle die verschiedensten

Varianten erhalten werden können. — Die Fluorescenzerscheinungen liefern nun eine offensichtliche Bestätigung dieser Annahme; sie stimmen nämlich im Prinzip miteinander völlig überein. Im Ultraviolett zeigen sich an der Oberseite der Schale spiralig verlaufende rote Bänder (ent-

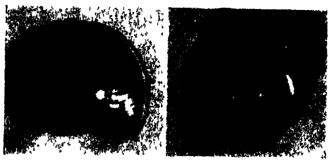


Abb. 9. *Umbonium vestiarium.* Vergr. $1^1/_2\times$.



Abb. 10. *Umbonium vestiarium.* Vergr. $1^1/_2\times$.

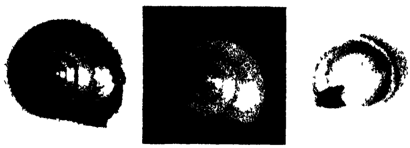


Abb. 11. *Umbonium vestiarium.* Vergr. $1^1/_2\times$.

weder am inneren oder am äußeren Rand des Ganges), zwischen welchen schmale oder breitere Linien quer über den Gang streichen, die im allgemeinen in der Erweiterung des Lumens und der zunehmenden Größe des Zuwachses entsprechenden Abständen angeordnet sind. Bisweilen sind diese Querstreifen nur an den Seitenrändern des Ganges zu sehen und in der Mitte der Wölbung unterbrochen. An der Unterseite fluoresciert die Basisfläche der Columella, die gewöhnlich weiß oder graubraun gefärbt ist, lebhaft in roter Farbe. Die geschilderten Verhältnisse konnten wir bei überaus zahlreichen Exemplaren feststellen und erwiesen sich als von den Färbungen und



Abb. 12. *Umbonium zealandicum.* Vergr. $1^1/_2\times$.

Zeichnungen der Schalen unabhängig; ein extremer Fall ist beispielsweise der in Abb. 11, Mitte, und Abb. 13 auf Taf. 5 dargestellte: ein im Tageslicht einheitlich gelb gefärbtes Gehäuse fluoresziert genau so wie die anderen Schalen. Als Ausnahmen erwähnen wir einige als *Rotella rosea* bestimmte Stücke, die im gewöhnlichen Licht einen gleichmäßigen rosaroten Überzug besitzen, der im Ultraviolett einheitlich hellrot fluoresciert; ferner fehlt bei einigen Exemplaren die

Fluorescenz der Spindelbasis, der rot fluorescierende Stoff scheint demnach die Schalenspindel nicht immer zu durchsetzen. — Das

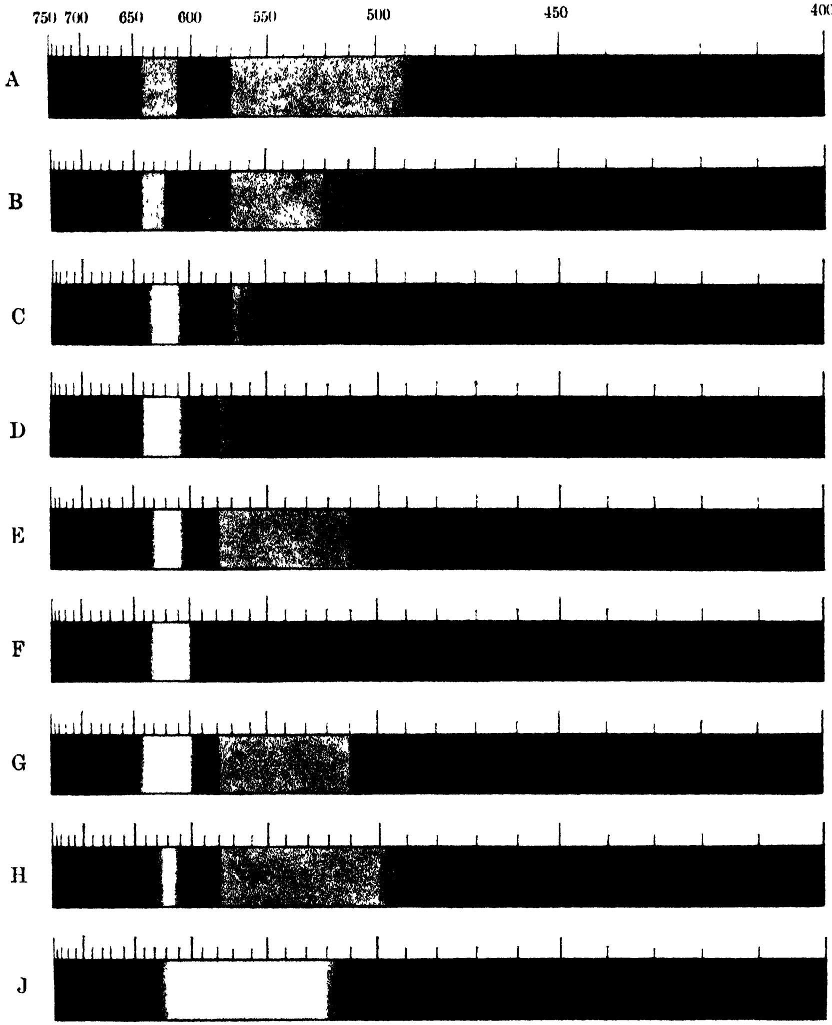


Abb. 13. Spectra der Fluorescenzen A *Clanculus margaritarius*; B *Clanculus puniceus*; C *Ethalia callosa*; D *Umbonium costatum*. E *Umbonium moniliferum* und *Umbonium superbum*; F *Umbonium vestiarium*. G *Umbonium vestiarium*, Exemplar auf Abb. 11, rechts; H *Collonia sanguinea*, J *Chrysostoma nicobarica*. A—H rot, J gelb. Wellenlangen in $\mu\mu$.

typische Spectrum der Art ist in Abb. 13, F verzeichnet, es gilt für sämtliche von uns untersuchten Exemplare; eine der wenigen Ausnahmen hiervon bildet die in Abb. 11, rechts, und Abb. 14 auf Taf. 5

dargestellte Schale, deren Spectrum (G in Abb. 13) lediglich eine größere Helligkeit in den einzelnen Bezirken erkennen läßt, im wesentlichen aber die gleiche Zusammensetzung aufweist. — Die in Rede stehende Species schien uns für den Versuch geeignet, den Ablagerungsort der rot fluorescierenden Substanz an Schalenschliffen festzustellen. Unsere diesbezüglichen Beobachtungen werden im folgenden Abschnitt behandelt. — *U. zealandicum* HOMBR. et JACQ. (Abb. 12, Abb. 15 auf Taf. 5). Die rotbraunen Streifen bzw. Flecken an der Ober- und Unterseite, die quer über den Schalengang verlaufen, fluorescieren lebhaft rot; überdies leuchtet an der Unterseite ein an der Öffnung gelegener Höcker, der sonst weiß ist, in roter Farbe.

Familie *Turbinidae*. Von dieser Familie lagen uns bisher nur zwei Vertreter vor, die der Gattung *Collonia* angehörten. Es ist natürlich nicht zulässig, daraus Schlüsse auf das Vorkommen des fluorescierenden Stoffes bei der ganzen Familie zu ziehen; jedoch dient die Feststellung des Auftretens von roten Fluorescenzen bei Turbiniden zur besseren Bewertung dieser Phänomene, indem ihr Nachweis bei einer anderen Gruppe dem Irrtum vorbeugt, daß es sich um ein ausschließlich für die Familie *Trochidae* geltendes Charakteristikum handle. Wir wollen aber, was wir schon früher anführten, hier nochmals betonen, daß unseren Beobachtungen nach das Vorhandensein roter Fluorescenzen bei Turbiniden den einzigen Fall darstellt, den wir — trotz eingehender Durchsuchung vieler Familien — bisher außerhalb der Trochiden auffinden konnten.

Gattung *Collonia*. Bei den beiden Arten dieser Gattung fluorescierte die gesamte Oberfläche des Gehäuses in der Form eines gleichmäßigen Überzuges.

C. minuta SOW. Die überaus kleinen, im Tageslicht hellrot gefärbten Schalen werden im Ultraviolett gleichfalls hellrot. — *C. sanguinea* L. (Spectrum H in Abb. 13). Die Schalen sind im gewöhnlichen Licht rotbraun bis dunkelrot; sie fluorescieren in roter Farbe und haben infolge der rauhen Oberfläche des Gehäuses ein samtartiges Aussehen. Das abgebildete Spectrum gilt im Wesentlichen auch für die vorher genannte Art.

Untersuchungen an Schalendünnschliffen.

Die Gastropodenschale ist aus drei Schichten von wechselnder Dicke zusammengesetzt. Zu äußerst liegt das Periostracum, eine gewöhnlich dünne, hornige Schichte, die sich beim Schleifen häufig ablöst und zerstört wird. Dann folgt das Ostracum, endlich als innerste Schalenlage das Hypostracum. Im Ostracum unterscheiden wir wiederum zwei

Schichten: außen die sogenannte Porzellanschichte, innen die an Schliffen mattgrau erscheinende Perlmutterschichte. Die Porzellanschichte ist normalerweise der Träger der Schalenfarbstoffe, die darin in Gestalt kleiner Körnchen eingeschlossen sind und je nach der Dichte ihres Auftretens den weißen Grundbaustoff verdrängen und dem Gehäuse eine mehr oder minder intensive Färbung geben. Die tiefer liegenden Schichten der Schneckenschale enthalten in der Mehrzahl der Fälle keinerlei Farbstoffe, sie zeigen das weiße Aussehen des Aragonits. Auch die Spindel erscheint meistens rein weiß.

War darum schon die Tatsache bemerkenswert, daß bei den Angehörigen der Gattung *Umbonium* die Basis der Spindel an der Unterseite des Gehäuses rot fluorescierte, um so auffälliger war unsere Feststellung, daß sehr häufig die ganze Columella von der rot fluorescierenden Substanz durchsetzt ist, die sich sonst, d. h. hinsichtlich des Ortes ihrer Ablagerung, wie ein gewöhnlicher Farbstoff verhält (s. u.). Wir isolierten die Schalenspindel, indem wir die hohlen Teile des Gehäuses durch kurze Einwirkung von Salzsäure entfernten, und sahen bei der Bestrahlung mit Ultraviolett die Columella über und über rot leuchten. Legte man die Spindel in ein mit schwächerer Salzsäure gefülltes Gefäß und stellte dieses unter die Analysenlampe, so konnte man die bis zur vollständigen Auflösung andauernde rote Fluorescenz beobachten: die Columella war somit von dem rot fluorescierenden Stoff zur Gänze durchdrungen. In jenen — nicht zahlreichen — Fällen, wo die Spindelbasis nicht fluorescierte, blieb auch die isolierte Spindel weiß, die fluorescierende Substanz fehlte. Bei der Besprechung der Schliffe werden wir auf die Ablagerung dieser Substanz in der Columella nochmals zurückkommen.

Nachdem wir das Auftreten roter Fluorescenzen an den Schalenoberflächen untersucht hatten, legten wir uns die Frage nach der Verteilung des fluorescierenden Stoffes im Inneren vor. Wir ließen deshalb eine Anzahl Dünnschliffe anfertigen, die wir nach der in einem vorhergehenden Abschnitt geschilderten Methode im Ultraviolett mikroskopierten. Dazu wählten wir ausschließlich Exemplare der Art *Umbonium vestiarium*, einmal weil uns davon ein entsprechend zahlreiches Material zur Verfügung stand, dann auch, weil diese Species die eigenartigsten Erscheinungen hinsichtlich der Anordnung der Fluorescenzen gezeigt hatte. Auf Taf. 6, Abb. 16—21, sind einige charakteristische Beobachtungen abgebildet.

Wir konnten zunächst feststellen, daß der rot fluorescierende Stoff, soweit er von der Oberfläche her als Zeichnung sichtbar wird,

seinen Sitz ebenfalls in der Porzellanschichte des Ostracums hat, so wie die gewöhnlichen Farbstoffe. Dies geht aus dem in Abb. 16 auf Taf. 6 dargestellten Vertikalschliff, noch deutlicher aber aus Abb. 19 und 21 auf Taf. 6 hervor. In der bei stärkerer Vergrößerung gezeichneten Abb. 20 auf Taf. 6 ist der Ort der roten Einlagerungen unverkennbar; man kann hier die einzelnen Schichten der Schale genau unterscheiden, zu äußerst die Porzellanschichte, dann die dunkelgraue Perlmutterschichte, innen das Hypostracum. Das Periostracum fehlt gänzlich, es geht, wie schon bemerkt, beim Schleifen häufig verloren. Dort, wo bei einigen Bildern außen oder innen oder beidseitig helle Konturen vorhanden sind, handelt es sich um mehr oder weniger breite Abschrägungen, die, trotzdem die Schliffe nur eine Dicke von etwa 0,06 bis 0,09 mm haben, unvermeidlich sind und der Genauigkeit wegen auch abgebildet werden müssen.

Die Abb. 19 auf Taf. 6 zeigt einen Horizontalschliff durch die letzte Windung einer Schale, deren Peripherie gerade dort getroffen wurde, wo ein rot fluorescierendes Band vom Scheitel bis zur Mündung spiralig um das Gehäuse verläuft. Die roten Balken, aus denen der Streifen zusammengesetzt ist, sind insofern bemerkenswert, als sie gegen die Oberfläche eine etwas schräge Lage einnehmen und einander an den Enden ein wenig überdecken. Jeder dieser Balken scheint eine Zuwachsphase vorzustellen.

In Abb. 21 auf Taf. 6 ist ein zur Spindelachse parallel gerichteter Schliff durch eine jener Schalen von *Umbonium vestiarium* zur Darstellung gebracht, die von einem einheitlichen rosaroten Überzug bedeckt sind und darum als *Rotella rosea* bezeichnet waren. Die ebenfalls rote Fluorescenz ist als eine kontinuierliche Umgrenzung des Schliffes deutlich zu sehen; auch jene Stellen, wo die fluorescierende Substanz bei älteren und jüngeren Windungen an der unteren Hälfte der Wölbung zur Ablagerung kam. Bei diesem Dünnschliff ergab sich natürlich schon im Tageslicht ein ganz ähnliches Bild, da der rot fluorescierende Stoff in diesem Fall in seiner Verteilung dem rosaroten Farbstoff folgt bzw. vielleicht sogar mit letzterem identisch ist.

Hinsichtlich des Eindringens der Fluorescenzen in die Columella geben die abgebildeten Schliffe genaueren Aufschluß. In Abb. 17 auf Taf. 6 ist der schichtenweise Aufbau der Spindel und ihre zarte, gleichmäßige Tingierung durch den rot fluorescierenden Stoff zu sehen; die äußeren Teile des Gehäuses sind zufällig in einer Ebene getroffen, welche keinerlei Fluorescenzen enthält. Die Abb. 18 und 19 auf Taf. 6 sind nach Horizontalschliffen gezeichnet, die erkennen lassen, daß die rot fluores-

cierende Substanz in der Mitte der Columella sehr dicht angehäuft ist, in den peripheren Partien jedoch fehlt. Beide Abbildungen zeigen mit größter Deutlichkeit die Wickelung der Schichten in der Spindel, wobei der Verlauf der Drehungen und der Übergang aus der massiven Spindel in die den Hohlraum umkleidende Wand an den roten Fluorescenzen besonders gut zu beobachten sind. — An der in Abb. 21 auf Taf. 6 dargestellten Schale leuchtete die Basis der Spindel beinahe gar nicht. Der Vertikalschliff gibt eine Erklärung hierfür: die rot fluorescierende Substanz trat zwar bei einer Windung in Form einer dichten Wolke in die Columella über, wurde aber später wieder durch nicht fluorescierende Lagen überdeckt, so daß von der Oberfläche her keine Fluorescenzphänomene wahrnehmbar sein können.

Das von uns untersuchte Material entstammte zum größeren Teil der reichhaltigen Conchyliensammlung des Naturhistorischen Museums in Wien, deren Benützung uns Herr Dr. Wolfgang Adensamer in dankenswerter Weise erleichterte; zum kleineren Teil entnahmen wir es den Sammlungen der beiden zoologischen Universitätsinstitute in Wien.

An dieser Stelle danken wir vor allem der Direktion der Graphischen Lehr- und Versuchsanstalt (Bundesanstalt) in Wien für die bereitwillige Überlassung eines Arbeitsplatzes. Insbesondere gebührt unser Dank dem Leiter der Versuchsanstalt, Herrn Prof. Ing. Otto Krumpel für sein freundliches Interesse an unseren Arbeiten und für die Anfertigung der Spectrumphotographien. Ferner sind wir den Herren Prof. Dr. Alfred Hay und Prof. Dr. Josef Daimer für wertvolle Ratschläge und wohlwollende Förderung verpflichtet. Bei der Herstellung der photographischen Aufnahmen für die beigegebenen Abbildungen unterstützte uns Fräulein H. Glassner in umsichtiger Weise, wofür wir ihr unseren besten Dank sagen.

Schließlich weisen wir gerne darauf hin, daß wir der bewährten Geschicklichkeit der Herren Georg Horváth, Präparator der mineralogischen Abteilung des Naturhistorischen Museums, und Karl Kreidl vom mineralogisch-petrographischen Universitätsinstitut in Wien die mustergültige Ausführung der heiklen Schalendünnschliffe verdanken.

Abgeschlossen im Januar 1930.

Literaturverzeichnis.

DANCKWORTT, P. W., 1928: Lumineszenz-Analyse im filtrierten ultravioletten Licht. Leipzig.

FURREG, E. und QUERNER, F., 1929: Über eigenartige Fluorescenzerscheinungen an Gastropodenschalen (Fam. Trochidae, Fam. Turbinidae). Akad. Anz. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Nr. 11.

KÖGEL, G., 1928: Die unsichtbaren Strahlen im Dienste der Kriminalistik. Graz.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 5 und 6.

Alle Photographien und Zeichnungen sind bei gewöhnlichem Licht hergestellt, die fluorescierenden Partien nach den Beobachtungen bei ultravioletter Bestrahlung eingetragen; denn Aufnahmen bzw. Zeichnungen der Fluorescenzen allein würden deren Lage auf oder in der Schale nicht klar erkennen lassen, da alle nicht fluorescierenden Teile des Gehäuses nahezu unsichtbar bleiben.

Die Abb. 1—15 sind in etwa $1^1/_2$facher Vergrößerung dargestellt, bei den Abb. 16, 17, 18, 19 und 21 entspricht ein Teilstrich des Maßstabes einer Strecke von 0,5 mm, bei Abb. 20 einer solchen von 0,25 mm.

Abb. 1. *Clanculus undatus.*

Abb. 2. *Ethalia carneolata.*

Abb. 3 und 4. *Umbonium costatum* (vgl. Abb. 6 im Text).

Abb. 5 und 6. *Umbonium moniliferum* (vgl. Abb. 7 im Text).

Abb. 7 und 8. *Umbonium superbum* (vgl. Abb. 8 im Text).

Abb. 9, 10, 11, 12, 13 und 14. *Umbonium vestiarium* (vgl. Abb. 9, 10 und 11 im Text).

Abb. 15. *Umbonium zealandicum* (vgl. Abb. 12, rechts, im Text).

Abb. 16. Vertikalschliff durch eine Schalenhälfte von *U. vestiarium.*

Abb. 17. Vertikalschliff durch den oberen Teil einer Schale von *U. vestiarium.*

Abb. 18. Horizontalschliff durch die Columella von *U. vestiarium.*

Abb. 19. Horizontalschliff durch die letzte Windung einer Schale von *U. vestiarium.*

Abb. 20. Schliff durch die Wand einer Schale von *U. vestiarium* bei stärkerer Vergrößerung.

Abb. 21. Vertikalschliff durch das ganze Gehäuse der als *Rotella rosea* bezeichneten Form von *U. vestiarium.*

Experimente und Beobachtungen über die Biologie des Regenwurms, unter besonderer Berücksichtigung der Frage nach der Raumorientierung.

Von

Fritz Focke.

(Aus dem Zoologischen Institut in Marburg.)

Mit 14 Abbildungen im Text.

Inhalt.

I. Einleitung.

In den zahlreichen Arbeiten über den Bewegungsmechanismus und die Orientierung des Regenwurms wird in erster Linie sein Verhalten an der Erdoberfläche berücksichtigt. Hier handelt es sich um das Kriechen auf einer Fläche. Dagegen bleibt die Frage meist unbeantwortet, welche Faktoren den Regenwurm im Erdreich, also in einer dreidimen-

sionalen Umwelt, orientieren. Es war naheliegend, bei dieser Orientierung vor allem an die Schwerkraft zu denken.

Der Zweck meiner Untersuchungen war daher in erster Linie, diesen etwaigen Einfluß der Schwerkraft nachzuweisen und gleichzeitig den Mechanismus des etwa vorhandenen Schweresinnes beim Regenwurm zu klären. War ein Schweresinn nicht festzustellen, so war weiter zu fragen, welche sonstigen Faktoren dem Regenwurm zur Orientierung in der Erde dienen könnten. Im Zusammenhang damit war es erforderlich, zunächst die Locomotion des Regenwurms und seine Reaktionen auf Veränderungen der Normallage zu untersuchen, um sodann die Bedeutung der dabei wirksamen Orientierungsfaktoren unter besonderer Berücksichtigung der Schwerkraft zu ermitteln. Bei diesen Untersuchungen mußte auch auf die von FRIEDLÄNDER aufgeworfene Frage nach dem Einfluß des Oberschlundganglions auf die Bewegungen des Regenwurms eingegangen werden.

Herrn Professor Dr. F. ALVERDES bin ich für die Anregung zu den vorliegenden Untersuchungen und die standige Unterstützung zu größtem Dank verpflichtet. Ebenso gebührt mein Dank Herrn Privatdozenten Dr. C. SCHLIEPER fur das freundliche Interesse und mannigfache Ratschlage.

Von den älteren Arbeiten uber die Locomotion des Regenwurms an der Erdoberfläche sind besonders die bekannten Untersuchungen von FRIEDLANDER (1894) zu erwähnen.

Den Einfluß des Lichtes, der Berührungsreize, der Feuchtigkeit und Temperatur auf die Bewegungen des Regenwurms innerhalb und außerhalb des Erdreichs behandeln vor allem die Arbeiten von PARKER (1901, 1906, 1911), SMITH (1902) und JENNINGS (1906). SMITH glaubt, eine negative Phototaxis sicher festgestellt zu haben. Jedoch uberwiegt nach dieser Autorin zumeist die positive Thigmotaxis, und selbst wenn der hemmende Lichtreiz ausgeschaltet ist, "contact is so strong, that the worm remains for some days in a somewhat dry and certainly unnatural environment". Nur äußerst starke Lichtreize vermögen ihn zu einer Aufgabe der möglichst allseitigen Beruhrung zu bewegen.

MERKER (1926) untersuchte neben der Wirkung des Lichtes vor allem den Einfluß des Wassers auf das Erscheinen der Regenwürmer an der Erdoberfläche; seine Messungen an Sickerwasser ergaben, daß dem Wasser in der Erde ein großer Teil seines Sauerstoffgehaltes entzogen wird. Das fuhrt ihn zu der Annahme, daß diese verminderte Sauerstoffspannung des Bodenwassers den Regenwurm in Atemnot versetze und ihn bei Regenwetter veranlasse, an der Oberfläche der Erde seinen Sauerstoffbedarf zu decken. Nach den Angaben von H. JORDAN und B. SCHWARZ (1920) sowie von H. E. DOLK und F. VAN DER PAAUW (1929) jedoch vermag der Regenwurm mit außerordentlich geringen Sauerstoffmengen (bis zu 2,5% O_2) auszukommen. Das läßt obige Annahme MERKERS sehr unsicher erscheinen, zumal MERKER keine exakten Beweise für seine Theorie anführt, sich vielmehr mit der Feststellung begnügt, daß seine Versuchsergebnisse sicher nicht dagegen sprechen.

Den Ausgangspunkt für die vorliegenden Untersuchungen über den möglicherweise vorhandenen Schweresinn des Regenwurms bildete die Theorie des allgemeinen Lagereflexes, die v. BUDDENBROCK (1914) aufstellte. Die Resultate seiner Versuche ließen ihn schließen, daß gewissen Krebsen für die Orientierung nach der Schwerkraft außer den Statocysten noch ein weiteres Mittel zur Verfügung stehe: der allgemeine Lagereflex. W. v. BUDDENBROCK nimmt an, daß dieser Reflex, der nicht an ein spezifisch für Schwerkraftreize empfindliches Organ gebunden ist, durch die Lage des Gesamtkörpers im Raume ausgelöst wird. Seine Wirkungsweise sei vielleicht folgendermaßen zu erklaren: »Die inneren Organe sind meistenteils mit Hilfe von Mesenterien an der Leibeswand aufgehangt und üben so auf dieselbe einen Zug aus, der dauernd der gleiche bleibt, solange sich das Tier in seiner Normallage befindet, Größe und Richtung aber ändert, wenn der Körper die Gleichgewichtslage verlaßt. Es ist mehr als wahrscheinlich, daß dies von dem Tier in irgendeiner Weise percipiert wird, und daß sich im Anschluß daran im Laufe des individuellen Lebens Reflexbewegungen herausbilden, welche den Korper genau wie auf den Statocystenreiz hin in seine Normallage zurückfuhren.«

Die experimentelle Bestatigung dieser Theorie schienen die Untersuchungen von WOLF (1926) über den »Umdrehreflex bei Seesternen und Schlangensternen« zu liefern. Nach seinen Angaben hat bei diesen Tieren der an Mesenterien aufgehängte Darm bzw. Magen und sein Inhalt die Funktion eines statischen Organes übernommen. Schwierigkeiten in der Versuchsanordnung ließen jedoch mancherlei Fehlerquellen offen, und eine Nachprufung dieses Resultates durch FRAENKEL (1928) fuhrte zu dem entgegengesetzten Ergebnis. Nach diesem Autor sind die Umdrehbewegungen bei den Seesternen und Schlangensternen in erster Linie auf Beruhrungsreize zuruckzufuhren, und dem Magen kommt keinerlei Bedeutung fur die Orientierung nach der Schwerkraft zu. Bereits vor der Veröffentlichung dieser Feststellung durch FRAENKEL hatten meine Versuche gezeigt, daß auch das Verhalten des Regenwurms fur die Theorie v. BUDDENBROCKS keine Stütze bietet, ein Ergebnis, das sich zunachst nicht vermuten ließ.

II. Material.

In erster Linie benutzte ich zu meinen Versuchen *Lumbricus herculeus*. Die Tiere wurden stets frisch gesammelt und besaßen bei maximaler Streckung eine Länge von etwa 20 cm. Während der Sommermonate sind sie bis zum Eintritt des Frostes in großen Mengen zu finden, wenn sie nachts die Oberfläche der Erde aufsuchen. Bei Frostwetter ist man gezwungen, sie auszugraben. Sie halten sich auch bei sehr starkem Frost in Tiefen von 30—40 cm auf.

Wegen seiner größeren Widerstandsfähigkeit ist *Lumbricus herculeus* den kleineren Arten vorzuziehen. Auch ermöglicht seine Größe eine bessere Beobachtung im Dunkelzimmer bei schwacher, roter Beleuchtung und erleichtert die an ihm vorzunehmenden Operationen.

Gelegentlich wurden jedoch auch Kontrollversuche mit anderen Arten, z. B. *Allolobophora foetida*, gemacht. Dabei wurde stets prin-

zipiell das gleiche physiologische Verhalten festgestellt, so daß darin kein Unterschied zwischen den nahe verwandten Arten zu bestehen scheint. Wenn im folgenden ganz allgemein vom Regenwurm die Rede ist, so ist *Lumbricus herculeus* gemeint.

III. Locomotion und Umdrehbewegungen des Regenwurms.

Zur Beobachtung der Kriechbewegungen des Regenwurms ließ ich die Versuchstiere auf einer mit gleichmäßig verteilter Gartenerde bedeckten Glasplatte kriechen. Dagegen benutzte ich zur Untersuchung

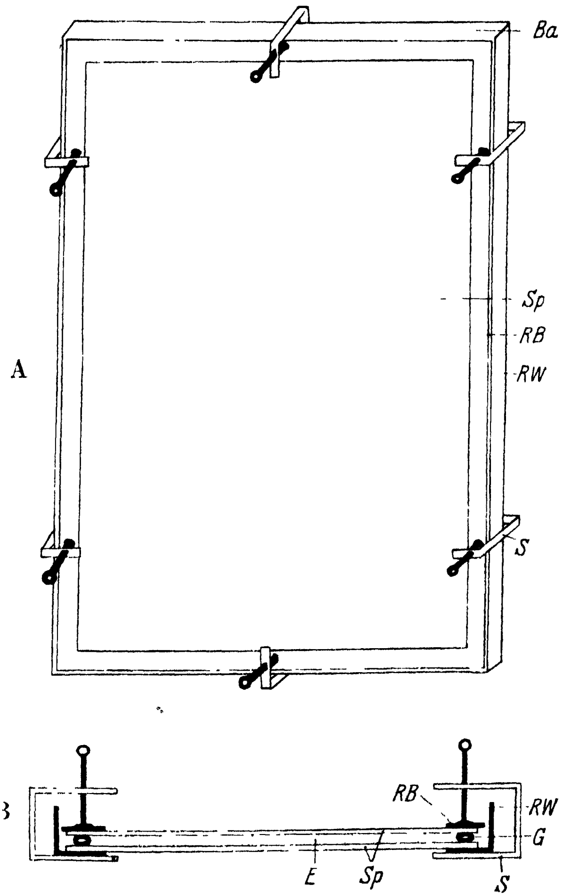


Abb 1. Zwei aufrecht stehende, 65 × 48 cm messende Spiegelscheiben, zwischen denen sich Erde befindet und die durch eiserne Rahmen und Schraubzwingen miteinander verschraubt sind. A Aufsicht, B Querschnitt; *E* Erde, *Sp* Spiegelscheiben, *RB* Rahmen aus Bandeisen, *RW* Rahmen, an welchem die eine schmalere Seite (*Ba*) aus Bandeisen und die drei übrigen Seiten aus Winkeleisen bestehen, *S* Schraubzwinge, *G* Gummischlauch.

der Einbohrbewegungen und Locomotion in der Erde folgende Versuchsanordnung (Abb. 1): Zwei Spiegelscheiben (*Sp*) von je 65 cm Länge und 48 cm Breite, zwischen denen sich eine 1—2 cm dicke Schicht feiner Erde (*E*) befand, wurden in einen eisernen Rahmen (*RW*) gebracht, an welchem die eine schmalere Seite aus Bandeisen (*Ba*) und die drei übrigen Seiten aus Winkeleisen bestanden. Unter Benutzung eines zweiten Rahmens aus Bandeisen (*RB*) wurden beide Scheiben miteinander fest verschraubt. Zum besseren Druckausgleich trug die Innenseite der Rahmen eine Filzauskleidung. Nachdem dieser Apparat senkrecht aufgestellt war, wurden die Tiere veranlaßt, sich in die Erdschicht zwischen den beiden Glasplatten einzubohren. Bei Ausschaltung störender Lichtreize kriechen sie stets an der einen oder anderen Glaswand entlang und ermöglichen eine genaue Beobachtung.

a) Das intakte Tier.

Das normale Kriechen des Regenwurms wurde von FRIEDLÄNDER (1894) eingehend untersucht. Er kam dabei zu der Feststellung, daß das Vorwartskriechen des Regenwurms durch die normalerweise von vorn nach hinten fortschreitenden, nacheinander auftretenden Verdunnungs- und Verdickungswellen bedingt wird. Zunächst kontrahiert sich die Ringmuskulatur der vorderen Segmente, dadurch wird das Vorderende gestreckt und vorwärtsgeschoben. Die nachfolgende Kontraktion der Längsmuskulatur bewirkt ein Nachziehen des hinteren Körperendes. Dabei werden die nach hinten gerichteten, ventralen Borsten als Widerhaken benutzt, um ein mögliches Zurückweichen des Vorderendes auszuschließen. FRIEDLANDER vermutete, daß bei einem Rückwärtskriechen auch eine entsprechende Umlegung der Borsten erfolge, so daß deren freie Enden nunmehr dem Vorderende zugewandt seien.

Diese Vermutung fand ich schon mit bloßem Auge bei genügend großen Tieren bestätigt. Auch ist das Umlegen der Borsten deutlich zu spüren, wenn man einen auf der Handfläche kriechenden Regenwurm durch Reizung des Vorderendes zur Umkehr der normalen Vorwärtsbewegung zwingt. Zudem überzeugt man sich leicht davon, wenn man während des Rückwärtskriechens mit der Hand am Körper des Tieres von vorn nach hinten entlang streicht.

Die Bedeutung der Borsten für die Locomotion des Regenwurms ist damit klargelegt. Ihre lateral-ventrale Anordnung bedingt es, daß das Kriechen auf der Ventralseite für den Wurm die bestmögliche Art der Fortbewegung darstellt. Solange sich der Regenwurm außerhalb der Erde fortbewegt, ist daher ein Kriechen auf der Rückenseite nur

äußerst selten zu beobachten und auch dann nur vorübergehend. Dagegen stellte ich fest, daß der Regenwurm bei einem ruhigen Liegen an der Erdoberfläche die Bauchlage nicht bevorzugt. Versuchstiere, die ich isoliert in Wassergläsern hielt, lagen oft tagelang auf dem Rücken. Ebenso setzten bei Tieren, die ich in Rückenlage brachte, die Umdrehbewegungen erst dann ein, wenn die Tiere mit den zum Vorwärtskriechen erforderlichen peristaltischen Bewegungen begannen. Das Vorderende leitet dabei die Umdrehbewegungen ein, da es ja auch normalerweise mit der Kriechbewegung beginnt. Jedoch zeigte das abgeschnittene Hinterende ebenfalls das Bestreben, nur auf der Bauchseite zu kriechen.

Verschiedene Tiere wurden so zerlegt, daß Vorder- und Hinterende die gleiche Segmentzahl besaßen. Nachdem die durch die Wunde verursachten starken Bewegungen vorüber waren, wurden nach etwa 3 Stunden die Tiere in Rückenlage auf feuchtes Fließpapier gebracht und die Zeit vom Augenblick der ersten Bewegung bis zur Erreichung der Normallage gemessen. Obgleich die ermittelten Einzelwerte stark variieren, lassen die in Tabelle 1 angegebenen Beispiele A, B, C und D deutlich erkennen, daß die Geschwindigkeiten des Umwendens im Mittel-

Tabelle 1.

Versuchstier		Umdrehzeiten in Sekunden	Mittelwert in Sekunden
A	Vorderende:	3, 10, 10, 20, 25	14
	Hinterende:	2, 12, 15, 5, (75)	(22) 8
B	Vorderende:	(30), 10, 8, 10, 10, 7	(13) 9
	Hinterende:	8, 10, 10, 8, 5, (30)	(12) 8
C	Vorderende:	5, 10, (70), 20, 9, 8, 12	(19) 11
	Hinterende:	15, 30, 20, 20, 15, 22	20
D	Vorderende:	30, 12, 19, 41, 26, 33	27
	Hinterende:	9, 43, 18, 31, 56, 12, 8	25
E	Vorderende:	3, 25, 10, 15, 20, 15, 8	14
	Hinterende:	40, 60, 10, 70, 95, 110	64

Tabelle 1. Umdrehzeiten einiger Versuchstiere, die in zwei Teilstücke zerlegt waren. Bei Versuchstier A, B, C und D besaßen Vorder- und Hinterende die gleiche Segmentzahl; bei E dagegen zählte das Vorderende 85 Segmente, das Hinterende 52.

wert für das Vorderende und Hinterende desselben Tieres oft annähernd gleich sind. Beide Teilstücke zeigen in gleichem Maße das Bestreben, auf der Ventralseite zu kriechen. Der große Unterschied in den Zeiten

beim Versuchstier E ist dadurch zu erklären, daß in diesem Falle das Vorderende 85 Segmente zählte, das Hinterende dagegen nur 52. Ganz allgemein nimmt die Umdrehgeschwindigkeit mit der Größe der Teilstücke ab. Einem isolierten Hinterende von 9 Segmenten gelang das Umdrehen erst nach Verlauf von 3 Stunden. Kleineren Teilstücken war es nicht möglich, die Normallage zu erreichen, da sie die dazu erforderlichen schlängelnden Bewegungen nicht mehr ausführen können.

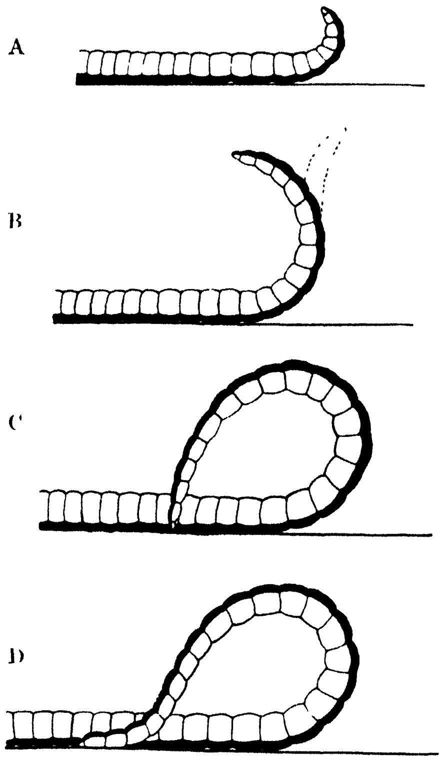


Abb. 2. *Lumbricus*. Bewegungen des Vorderendes in Rückenlage, der Rücken ist schematisch schwarz gezeichnet. A Beginn der Ventralkrümmung. B Suchbewegungen des Vorderendes, C starke Ventralkrümmung bis zur Berührung mit dem Erdboden D Das Vorderende beginnt mit der Ventralseite auf dem Erdboden weiterzukriechen.

Liegt der Regenwurm auf dem Rücken, so beginnt er das Umwenden im allgemeinen mit einer Krümmung des Vorderendes nach oben (Abb. 2). Die erhobenen Segmente führen dabei lebhafte Suchbewegungen aus. Da jedoch der Regenwurm so normalerweise keinen Gegenstand erreicht, an dem er entlang kriechen könnte, fällt das Vorderende entweder seitlich auf die Erde zurück, oder es krümmt sich so weit ventral ein, daß es die Erde wieder berührt (Abb. 2, C). Ist letzteres der Fall, so beginnt es sofort auf der Erdoberfläche weiterzukriechen, und der Wurm erreicht auf diese Weise seine Normallage.

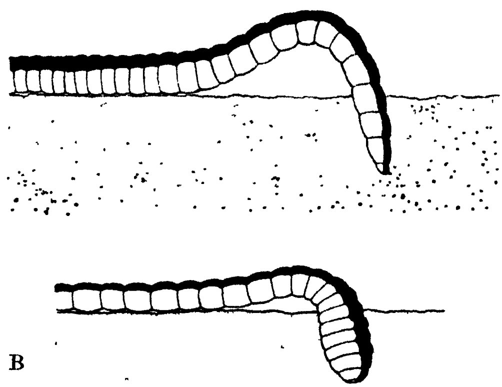
Das Einbohren erfolgt nur dann, wenn das Tier auf dem Bauche liegt. Es wurde niemals beobachtet, daß ein auf dem Rücken oder auf der Seite liegender Wurm sich aus dieser Lage einzubohren versuchte. Stets setzten zunächst die beschriebenen Umdrehbewegungen ein, und erst, nachdem die Bauchlage erreicht war, begannen die Einbohrversuche.

Bei mittlerer Tagesbeleuchtung stellen bereits die ersten Kriechbewegungen, die das Tier in Bauchlage unternimmt, ein Suchen nach

einer zum Einbohren geeigneten Stelle dar. Ein längeres Umherkriechen wird nach Möglichkeit vermieden, und es hängt nur von der Beschaffenheit der Erde ab, ob sich das Tier früher oder später einbohrt.

Die Einbohrversuche selber verlaufen ähnlich den bereits beschriebenen Kriechbewegungen (Abb. 3). Durch Kontraktion der Ringmuskulatur wird das Vorderende zunächst zugespitzt und wie ein Keil in die Erde vorgeschoben. Die nachfolgende Kontraktion der Längsmuskulatur läßt die vorderen Segmente stark anschwellen und bewirkt, daß die Erde zur Seite gedrängt wird. Darauf setzt wieder eine

A



B

Abb. 3. Einbohrbewegungen in Bauchlage A Kontraktion der Ringmuskulatur und Vorwärtsschieben des Vorderendes, B Kontraktion der Längsmuskulatur und Nachziehen der folgenden Segmente.

Streckung des Vorderendes ein, die das Tier weiter in die Erde vordringen läßt. Je nach der Stärke der Würmer und der Festigkeit der Erde sind die Tiere in 1—2 Minuten in der Erde verschwunden.

Ein »Hindurchfressen« derart, daß der Regenwurm die zu beseitigende Erde frißt und durch den After wieder ausscheidet, wurde im Experiment nie beobachtet. Auch in der Natur findet man die Wurmröhren nur mit sehr kleinen Excrementspuren versehen, während sie in diesem Falle voll ausgefüllt sein müßten. Sie entstehen demnach normalerweise auf die oben beschriebene Art. Durch die ständige Absonderung von Schleim, der die Erdpartikelchen miteinander verklebt, erlangen sie allmählich eine gewisse Festigkeit und ermöglichen dem Tier ein leichtes Hin- und Herkriechen. Im horizontalen Teil seiner Röhren kriecht der Regenwurm im allgemeinen auf der Bauchseite.

Das verzweigte System seiner Röhren, das sich bis zu einer Tiefe von 30—40 cm erstreckt, verläßt er unter normalen Bedingungen nur selten in voller Länge. Sucht er nachts die Oberfläche der Erde zur Nahrungsaufnahme oder Copulation auf, so bleibt er mit dem Hinterende zumeist in seiner Röhre und zieht sich gegebenenfalls blitzschnell in diese zurück. Eine Veränderung der Lebensbedingungen jedoch, wie sie z. B. bei starken Regenfällen eintritt, veranlaßt die Tiere, aus ihren Röhren an die Oberfläche der Erde aufzusteigen und selbst am Tage auf ihr umherzukriechen.

Die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen am intakten Regenwurm lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: Die Locomotion des Regenwurms erfolgt durch abwechselnde Kontraktion der Ring- und Längsmuskulatur. Dabei dienen die ventralen Borsten als Widerhaken. Sowohl außerhalb der Erde wie im horizontalen Teil seiner Röhren kriecht der Regenwurm auf der Bauchseite. Eine Änderung dieser Normallage löst bei dem Tier oder auch einem seiner Teilstücke einen Umdrehreflex aus. Sobald sich ihm die Gelegenheit dazu bietet, bohrt sich der Regenwurm ein, indem er die zu beseitigende Erde verdrängt, und verläßt seine Wohnröhren nur selten ganz.

b) Das Tier ohne Oberschlundganglion.

Die Experimente Friedländers an Würmern ohne Oberschlundganglion führten zu keinem klaren Ergebnis. Er entfernte bei seinen Versuchstieren das Oberschlundganglion nach Durchschneidung des Hautmuskelschlauches und teilt folgende, an allen so operierten Tieren gemachte Beobachtung mit: »Läßt man sie kriechen, so erheben sie im Augenblicke des Vorrückens der vordersten Segmente diese in starker Krümmung nach aufwärts.« Da er diese Eigentümlichkeit auch mitunter an einigen Kontrollexemplaren beobachtete, denen ein Schnitt durch den Hautmuskelschlauch beigebracht worden war, ohne Entfernung des Oberschlundganglions, so kam er zu der Feststellung, »daß entweder die fragliche Reaktion mit der Entfernung des Oberschlundganglions nichts zu tun hat und nur eine Folge der Durchschneidung des Hautmuskelschlauches ist; oder sie hängt doch mit der Entfernung des Hirns zusammen, und der Eintritt der Erscheinung nach bloßer Durchschneidung des Hautmuskelschlauches erklärt sich durch eine unabsichtliche Schädigung des Hirns oder eines von diesem oder seiner Nachbarschaft abgehenden Nerven.«

Zur Prüfung der Angaben Friedländers über das Verhalten der Würmer wandte ich zunächst die von ihm mitgeteilte Operations-

methode an. Vor dem Eingriff wurden alle Tiere auf den normalen Ablauf ihrer Reaktionen geprüft. Sodann wurden sie in 5%igem Alkohol betäubt, bis sie nach etwa 1 Stunde keine oder nur noch sehr schwache Bewegungen zeigten. Darauf wurde der Hautmuskelschlauch im 2. oder 3. Segment durchschnitten, und zwar in Richtung der Längsachse des Tieres. Ein leichter Druck auf das Vorderende läßt das Oberschlundganglion, das an seiner weißlichen Färbung sofort zu erkennen ist, hervortreten. Es wurde mit einem feinen Häkchen vom Muskelgewebe des Pharynx abgelöst und nach Durchschneidung der Schlundcommissuren entfernt. Zur weiteren Untersuchung gelangten lediglich Tiere, bei denen sich der Schnitt über höchstens 2 Segmente erstreckte.

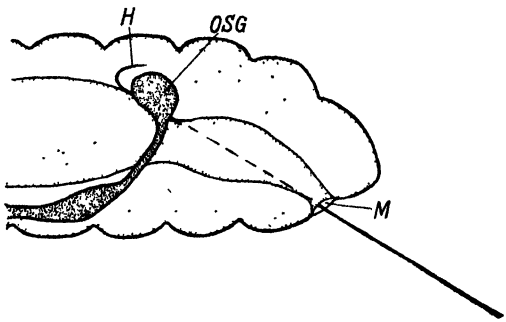


Abb. 4. Operationsmethode. Das Oberschlundganglion (*OSG*) wird mit einem Häkchen (*H*) erfaßt, um aus der Mundoffnung (*M*) hervorgezogen und entfernt zu werden.

Um die Bedeutung der Ring- und Längsmuskulatur für die zu untersuchenden Reaktionen zu ermitteln, änderte ich in einer zweiten Versuchsreihe die Methode dadurch, daß ich den Muskelschnitt quer zur dorsalen Medianlinie führte. Dabei wurden also vorwiegend die dorsalen Längsmuskelfasern durchschnitten, während im ersten Fall die Ringmuskulatur stärker verletzt wurde.

Endlich war die Anwendung einer dritten Operationsmethode erforderlich, die eine Entfernung des Oberschlundganglions ohne Durchschneidung des Hautmuskelschlauches gestattete. Während ich den Pharynx der zu operierenden Tiere durch leichten Druck nach vorn schob, führte ich eine feine, aber starke Nadel, deren Spitze zu einem Widerhaken umgebogen war, in die Mundöffnung ein und durchstach die Pharynxwand kurz hinter dem Oberschlundganglion (Abb. 4). Darauf suchte ich das Oberschlundganglion mit dem Häkchen zu erfassen und es durch die Mundöffnung aus dem zerstörten Muskelgewebe des Pharynx hervorzuziehen. Nach Durchschneidung der Schlund-

commissuren ließen sich die Ganglienknoten ohne Schwierigkeiten entfernen.

Sämtliche operierten Tiere wurden zunächst isoliert in Fließpapier gehalten und erst 5 Tage später, nachdem die Wunde verheilt war, in Erde gebracht. Die Mehrzahl von ihnen überstand den Eingriff gut; ich hielt sie noch monatelang.

Die erste Untersuchung nahm ich 1 Tag nach der Operation vor. Weitere Versuche wurden am 5. und am 10. Tage danach angestellt. Dabei ließ ich die Tiere bei diffuser Beleuchtung auf einer mit feuchtem Fließpapier belegten Glasplatte oder in einem Glasaquarium auf Erde kriechen.

A



B

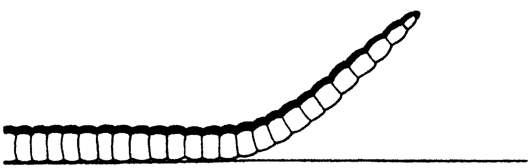


Abb. 5. Dorsalkrummung des Vorderendes nach Entfernung des Oberschlundganglions. A Photographie, B schematische Zeichnung.

Die Versuche, bei denen die Tiere nach der Methode von Friedländer operiert worden waren, brachten eine Bestätigung der Angaben dieses Autors. Die Tiere erhoben beim Vorwärtskriechen das Vorderende steil in die Höhe, so daß sich die ersten Segmente zeitweise bis zu 4 cm vom Boden entfernten (Abb. 5). Das erhobene Vorderende blieb dabei gestreckt und zeigte nicht, wie bei Ventralkrümmung aus der Rückenlage (Abb. 2), eine gleichmäßige dorsale Einkrümmung, durch die eine Berührung der vorderen Segmente mit der Dorsalseite des Hinterendes oder dem Erdboden erfolgen würde.

Friedländer beobachtete dieses Verhalten »ausnahmslos an allen Exemplaren und meist sogar sehr auffallend«. Das war bei meinen

Versuchen nicht der Fall. Unter 14 Exemplaren behielten nur sechs Tiere das Aufwärtskrümmen dauernd bei, während alle übrigen die Erscheinung nur vereinzelt und nicht konstant zeigten. Dagegen ließ sich bei allen Tieren ausnahmslos feststellen, daß sie eine erheblich längere Zeit zum Einbohren benötigten als normale Tiere. Der normale Regenwurm bohrt sich sofort ein und ist im allgemeinen in 1—2 Minuten in der Erde verschwunden. Die in Tabelle 2 als Beispiel angegebenen Einbohrzeiten einiger enthirnter Versuchstiere, gemessen vom Augenblick der ersten Bewegung bis zum völligen Verschwinden in der Erde, lassen dagegen eine starke Verzögerung erkennen.

Tabelle 2.

Versuchstier	Einbohrzeit in Minuten
I	15
II	32
III	56
IV	30
V	37
VI	50
VII	10

Des öfteren beobachtete ich, daß die Tiere zwar versuchten, sich einzubohren, daß aber die Tendenz der vorderen Segmente, sich dorsal aufwärts zu krümmen, das Vorderende schon wenige Zentimeter von der Einbohrstelle entfernt wieder an der Erdoberfläche erscheinen ließ. Kamen die Tiere mit der Wand des Aquariums in Berührung, so versuchten sie, an ihr nach oben zu kriechen. Beides war auch bei den Tieren der Fall, die ein deutliches Aufwärtskrümmen des Vorderendes nur vereinzelt zeigten.

Der intakte Regenwurm bohrt sich, wie bereits erwähnt, sofort ein, wenn man ihm Gelegenheit dazu gibt. Dabei benutzt er besonders oft die Ecken des Aquariums oder die Glaswände, um sich an ihnen entlang einzubohren. Die Besonderheit im Verhalten unserer Versuchstiere ist daher auf den Eingriff zurückzuführen.

Kontrollexemplare, denen ein Schnitt durch den Hautmuskelschlauch beigebracht worden war, ohne das Oberschlundganglion zu entfernen oder zu verletzen, zeigten zwar ebenfalls vereinzelt ein Aufwärtskrümmen des Vorderendes beim Kriechen. Bei keinem dieser Tiere konnte ich jedoch die Erscheinung dauernd beobachten. Dagegen begannen alle sofort, sich einzubohren.

Aus dieser Tatsache ergibt sich, daß nicht etwa die Wunde am Vorderende das Einbohren verzögert, sondern daß die Entfernung des

Oberschlundganglions der maßgebende Faktor ist. Ebenso erschien es wahrscheinlich, daß auch das Aufwärtskrümmen des Vorderendes darauf beruhe und nicht als Folgeerscheinung der Durchschneidung des Hautmuskelschlauches aufzufassen sei.

Die Ergebnisse der zweiten Versuchsreihe, bei der den Tieren durch einen Schnitt quer zur Medianlinie des Körpers die dorsalen Längsmuskelfasern durchtrennt worden waren, unterstützten diese Annahme. Setzen wir voraus, daß der Schnitt durch die Muskulatur die fragliche Reaktion auslöst, so müßte diese bei einer stärkeren Verletzung der dorsalen Längsmuskulatur, deren Kontraktion das Aufwärtskrümmen des Vorderendes bewirkt, schwächer werden oder ganz ausfallen. Die Versuchstiere erhoben die vorderen Segmente jedoch in gleichem Maße. Unter 13 Exemplaren behielten fünf dieses Verhalten dauernd bei, alle übrigen zeigten es nicht mit der gleichen Regelmäßigkeit, bohrten sich aber ebenfalls erst nach längerer Zeit ein.

Unbedingte Sicherheit ergaben die Versuche der dritten Reihe. Die Entfernung des Oberschlundganglions durch die Mundöffnung schloß eine Verletzung des Hautmuskelschlauches aus. Die Wunde in der Wand des Pharynx verheilte sehr rasch, so daß die Tiere schon 1 Tag nach der Operation feuchtes Fließpapier fraßen und daß sie bei Darreichung von Erde und Laub nach 5 Tagen auch dieses Material zu sich nahmen. Ein Unterschied in den Reaktionen der so operierten Tiere gegenüber den bisher untersuchten war nicht festzustellen. Ich beobachtete bei acht unter 20 Versuchstieren ein ständiges Dorsalkrümmen der vorderen Segmente während des Vorwärtskriechens, die übrigen zeigten dieses nur vereinzelt. Die Einbohrzeiten waren auch hier erheblich länger als beim intakten Tier, das nur 1—2 Minuten dazu benötigt (Beispiele siehe Tabelle 3).

Tabelle 3.

Versuchstier	Einbohrzeit in Minuten
I	38
II	65
III	50
IV	25
V	20
VI	16
VII	25

Es ist also nicht die Durchschneidung des Hautmuskelschlauches, sondern die Exstirpation des Oberschlundganglions, die den Regenwurm veranlaßt, das Vorderende beim Kriechen dorsal aufwärts zu krümmen.

Wie oben bereits angeführt, ist der intakte Regenwurm dauernd bestrebt, auf der Ventralseite zu kriechen. Gerät er in Rückenlage, so setzen Umdrehbewegungen ein, die zumeist mit einer Einkrümmung nach der Ventralseite hin beginnen. Auch nach Verlust des Oberschlundganglions bewegt sich der Regenwurm stets auf der Bauchseite weiter und zeigt dabei das für das operierte Tier charakteristische Verhalten. Bringt man nun ein operiertes Tier in Rückenlage, so unterbleibt nicht nur jegliche Dorsalkrümmung, sondern alle Tiere krümmen das Vorderende ausnahmslos ventral ein, genau so wie intakte Tiere. Die diesen Reflex auslösenden Reize überwiegen demnach den Einfluß der Exstirpation des Oberschlundganglions auf die Bewegungen des Vorderendes. Ein weiterer Unterschied in den Reaktionen des intakten Tieres und desjenigen ohne Oberschlundganglion war in Zusammenhang mit den vorliegenden Fragestellungen nicht zu ermitteln.

Wir kommen daher zu folgendem Ergebnis: Das Fehlen des Oberschlundganglions ruft beim Regenwurm eine Zwangshaltung hervor, durch die das Vorderende des Tieres beim Kriechen dorsal hochgerichtet wird und demzufolge eine Verzögerung der Einbohrbewegungen eintritt. Im übrigen übt das Oberschlundganglion keinen erkennbaren Einfluß auf die Locomotion und die Umdrehbewegungen des Regenwurms aus.

IV. Die maßgebenden Orientierungsfaktoren.

Entsprechend den Betrachtungen des vorigen Kapitels ist die Wirkung orientierender Reize einerseits auf die Locomotion des Regenwurms und andererseits auf seine Umdrehbewegungen zu untersuchen. Bei dem in Vorwärtsbewegung befindlichen Regenwurm sind diese Faktoren im wesentlichen von Einfluß auf die Bewegungsrichtung, während ihre Bedeutung bei einer Änderung der Normallage in der Auslösung des Umdrehreflexes besteht. Beides ist im folgenden zu trennen.

a) Die Schwerkraft.

Wir beginnen mit der Untersuchung statischer Einflüsse auf die Umdrehbewegungen des Regenwurms. Da der Regenwurm keine Statocysten oder ähnliche auf Schwerkraftreize ansprechenden Sinnesorgane besitzt, die ihn über seine Lage im Raum orientieren könnten, erschien es möglich, daß ihm ein allgemeiner Lagereflex dazu dient. Wie erwähnt, vermutet v. Buddenbrock, daß die Beeinflussung innerer Organe durch die Schwerkraft von gewissen Tieren percipiert und zur Orientierung benutzt wird. Da auch kleine Teilstücke eines Regen-

wurms auf Veränderungen der Normallage mit Umdrehbewegungen reagieren, könnte bei diesem nur ein solches Organ eine statische Funktion übernommen haben, das sich im ganzen Körper gleichmäßig vorfindet. Demnach käme für den Regenwurm nur der Darm in Frage, der den Körper von vorn nach hinten durchzieht.

Befindet sich der Regenwurm in Normallage, so übt der Darm einen gewissen Druck gegen die Ventralseite aus. In Rückenlage besteht dagegen eine Druckwirkung des Darmes gegen die Dorsalseite. Nach der Annahme v. BUDDENBROCKS würde diese von der Änderung der Lage abhängige Druckwirkung des Darmes das Tier zu Reflexbewegungen veranlassen, die es in seine Normallage zurückführen.

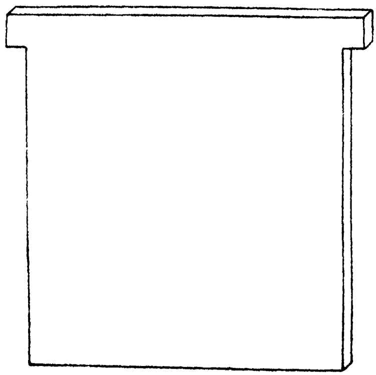


Abb. 6. Weicher Eisenkern des Elektromagneten von 0,8 cm Dicke, 20 cm Länge und 22 cm Breite Die vorspringenden Ecken der einen Polfläche dienen zum Aufhängen.

Es mußte daher im Experiment versucht werden, eine andere Kraft als die Schwerkraft auf den Darm wirken zu lassen. Dies geschah dadurch, daß der Darm der zu untersuchenden Regenwürmer mit einem magnetisierbaren Körper angefüllt und die Schwerkraft durch eine magnetische Kraft ersetzt wurde.

Die Versuchstiere wurden mehrere Tage mit angefeuchtetem reinem Nickelpulver gefüttert; dabei hielt ich die Tiere bei Dunkelheit in Wassergläsern. Sobald sich Excremente fanden, die nur noch aus Nickelpulver bestanden, war mit Sicherheit anzunehmen, daß der Darm in seiner vollen Länge mit Nickelpulver angefüllt war. Außerdem überzeugte ich mich hiervon jedesmal nach beendetem Versuch durch Öffnen des Darmes.

Die magnetische Kraft lieferte ein Elektromagnet, dessen Polfläche ich der Körperform des Regenwurms anpaßte. Sein 0,8 cm dicker weicher Eisenkern besaß eine Länge von 20 cm und eine Höhe von 22 cm (Abb. 6). Die vorspringenden Ecken einer der beiden Polflächen dienten zum Aufhängen. Die Wickelung bestand aus 200 m isoliertem Kupferdraht von der Stärke gewöhnlichen Klingeldrahtes, der den Kern mit etwa 500 Windungen in einer Ausdehnung von 18 cm umgab. Unter Vorschaltung dreier Schieberheostaten von je 24 Ω Widerstand wurde der Elektromagnet an die mit 6 Amp. gesicherte Lichtleitung von 220 Volt

Spannung angeschlossen (Abb. 7). Ich benutzte im allgemeinen eine Stromstärke von 4,5 Amp. durch Vorschaltung zweier Widerstände von zusammen 48 Ω. Das genügte, um eine sichtbare Beeinflussung des Nickels, das in einem Schälchen probeweise in die Nähe des Magneten gebracht wurde, schon bei etwa 10 cm Entfernung herbeizuführen. Bereits bei einem Abstand von 2—3 cm sprang das Nickel den Magneten an und blieb in Büscheln an ihm hängen. Da die Regenwürmer in einen Abstand von höchstens 0,5 cm unter den Magneten gebracht wurden, war eine starke Beeinflussung des in den Darm aufgenommenen Nickels gesichert.

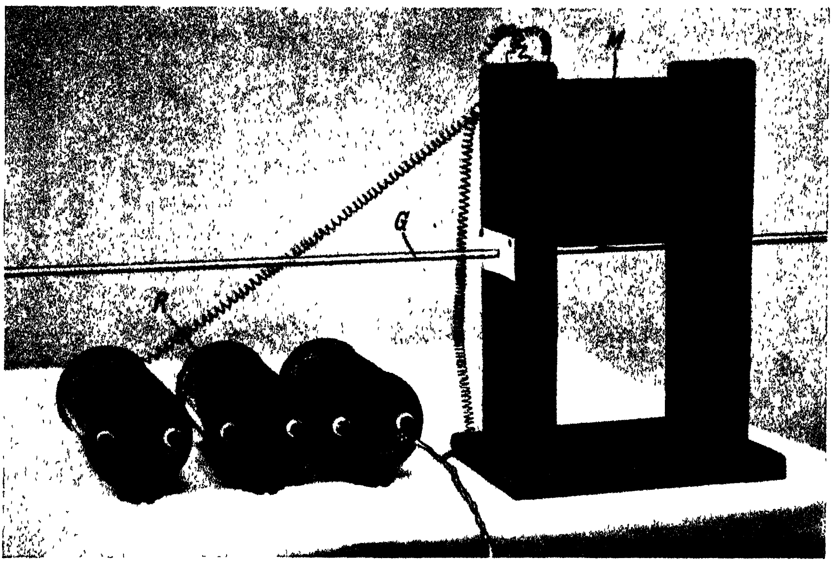


Abb. 7. Anordnung der Magnetversuche. *M* Elektromagnet, *G* Glasröhre, in der die Versuchstiere entlang kriechen, *R* Rheostat.

Zur Ausschaltung des einseitigen Berührungsreizes, der die Tiere über ihre Lage im Raume orientieren könnte, ließ ich die Würmer in angefeuchteten, engen Glasröhren kriechen, in denen eine gleichmäßige allseitige Berührung erfolgte. Dadurch wurde gleichzeitig erreicht, daß die Versuchstiere in gerader Richtung und gleichbleibender Entfernung unter dem Magneten entlang krochen. Die Glasröhren hatten eine Länge von 1,50 m und konnten unter der Polfläche des Magneten frei hin und her geschoben werden, so daß der weiterkriechende Wurm stets unter dem Einfluß des magnetischen Feldes blieb.

Da beim Kriechen in Glasröhren die Art der tactilen Reize eine andere ist als in Erde, benutzte ich bei einer Reihe von Versuchen

Glasröhren, die teilweise mit Erde gefüllt waren. Ihre lichte Weite entsprach etwa dem doppelten Durchmesser des zu untersuchenden Regenwurms. Die gleichmäßige Verteilung der Erde erreichte ich dadurch, daß ich sie in feinem Zustand durch die innen angefeuchtete Röhre fallen ließ, so daß sie an den feuchten Wänden hängen blieb. Diese Anordnung setzte den in der Röhre kriechenden Wurm zwar denselben Berührungsreizen aus wie in der Erde, erschwerte aber die Beobachtung desselben.

Deshalb benutzte ich in einer dritten Versuchsreihe folgende weiter abgeänderte Methode: Ein 3 cm breiter Streifen Fensterglas von 1,50 m Länge wurde an den Längsseiten mit je einer 2 cm hohen Holzleiste beklebt. Die so entstandene Rinne von 2 cm Breite füllte ich mit lockerer Erde und überdeckte sie mit einem zweiten Glasstreifen. Dieser ermöglichte einem in der Erde kriechenden Wurm durch sein leichtes Nachgeben ein rasches Vorwärtskommen und gewährleistete trotzdem eine allseitige Berührung. Zwar ließ sich auch hierbei der Regenwurm nicht immer während des ganzen Versuches beobachten, aber die zuletzt innegehabte Lage war nach Abnahme des oberen Glasstreifens mit Sicherheit festzustellen.

Sämtliche Versuche wurden zur Ausschaltung etwaiger Lichtreize bei schwacher diffuser Beleuchtung unternommen.

Ich orientierte die zu untersuchenden Regenwürmer so unter dem Magneten, daß ihre Dorsalseite diesem zugewandt war, sie sich also in Normallage zur Schwerkraft befanden. Nach Einschaltung des Magneten wurde das im Darm befindliche Nickelpulver von diesem angezogen. Der Darm selber übte dadurch einen Druck gegen die Dorsalseite aus. Dieser Zustand würde demjenigen entsprechen, der bei Rückenlage des Tieres zur Schwerkraft eintritt. Würde der Darm als statisches Organ dienen, so müßten bei Einschaltung des Magneten Umdrehbewegungen einsetzen, durch die die Ventralseite des Tieres dem Magneten zugewandt und die normale Druckwirkung des Darmes wiederhergestellt würde.

Das Ergebnis war bei den drei erwähnten Versuchsanordnungen dasselbe und kann demnach zusammengefaßt werden: Die nach der Annahme von v. Buddenbrock zu erwartende Reaktion konnte in keinem Fall beobachtet werden. Sämtliche Tiere krochen in der ihnen erteilten Anfangslage weiter, ohne irgendwelchen Einfluß des Magneten erkennen zu lassen.

Das berechtigt zu dem Schluß, daß die Wirkung der Schwerkraft auf den Darm des Regenwurms nicht imstande ist, das Tier zu Lage-

korrektionen zu veranlassen. Es müssen also andere Orientierungsfaktoren zur Auslösung dieser Bewegungen führen.

Immerhin aber bliebe noch die Möglichkeit bestehen, daß der Darm wenigstens eine unterstützende Wirkung ausübt. Diese müßte sich in der Weise äußern, daß ein auf dem Rücken liegendes Tier sich bei Einwirkung des Magneten von unter her beschleunigt in die Normallage zurückdrehte, daß aber bei einem Einfluß des Magneten von oben her eine Verzögerung der Umdrehbewegungen erfolgte. Zur Klärung dieser Fragen waren die Umdrehzeiten ein und desselben Tieres unter den angegebenen verschiedenen Bedingungen festzustellen.

Ich brachte die Versuchstiere, deren Darm mit Nickelpulver gefüllt war, auf dem Rücken liegend in Glasröhren von 2 cm lichter Weite, so daß bei einem Durchmesser des Tieres von höchstens 0,5 cm keine allseitige Berührung erfolgte. Ihre Umkehrgeschwindigkeit wurde gemessen ohne Einschaltung des Magneten, dann bei Einwirkung des Magneten von oben her, also der Schwerkraft entgegenwirkend, und von unten her, die Wirkung der Schwerkraft unterstützend. Nach jeder Messung wechselte ich die Methode, um den Einfluß etwaiger Ermüdungserscheinungen auf die Umkehrgeschwindigkeit möglichst gleichmäßig zur Geltung zu bringen. Da die Tiere, wie bereits erwähnt, oft zunächst längere Zeit auf dem Rücken liegen bleiben, wurde die Zeit erst vom Augenblick der ersten Bewegung an gemessen.

Die Versuche zeigten außerordentlich große Schwankungen der gemessenen Zeiten, unabhängig davon, ob der Magnet eingeschaltet war oder nicht. Das beeinträchtigt zwar die Bedeutung der Resultate, aber die in engen Grenzen bleibenden Durchschnittswerte lassen trotzdem einen Vergleich gerechtfertigt erscheinen (als Beispiele siehe Tabelle 4).

Der Unterschied zwischen den an ein und demselben Tier gewonnenen Durchschnittszahlen war ein so geringer, daß von einer Beeinflussung der Umdrehgeschwindigkeit durch eine Statocystenwirkung des Darmes nicht die Rede sein kann. Vielmehr zeigen die Ergebnisse, daß der Schwerkraft bei der Auslösung des Umdrehreflexes auch keine unterstützende Wirkung im Sinne der Annahme v. Buddenbrocks zukommt.

Es bleibt nunmehr noch übrig, den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung des Regenwurms festzustellen. Früher wurde gezeigt, daß der Regenwurm, der auf die Erdoberfläche gelegt wird, sofort beginnt, sich einzubohren. Eine Wirkung der Schwerkraft auf das Einbohren wäre in folgender Weise denkbar: Während der Regen-

Tabelle 4.

Versuchstier I			Versuchstier II		
ohne Magnet in Sek.	Magnet von oben wirksam in Sek.	Magnet von unten wirksam in Sek.	ohne Magnet in Sek.	Magnet von oben wirksam in Sek.	Magnet von unten wirksam in Sek.
27	91	29	25	—	10
69	64	20	40	50	6
86	37	55	35	9	6
131	55	—	9	6	21
124	77	120	48	—	49
8	—	100	(119)	19	52
4	42	81	8	22	40
100	52	11	36	(91)	16
54	165	—	20	37	55
—	—	—	40	29	40
—	—	—	21	—	39
67	73	59	28	25	30
—	—	—	(36)	(33)	—

Tabelle 4. Umdrehgeschwindigkeit zweier Versuchstiere, gemessen 1. ohne Einschaltung des Magneten, 2. bei Einwirkung des Magneten von oben und 3. von unten her.

wurm über die Unebenheiten des Bodens hinwegkriecht, wird er des öfteren an Vertiefungen und Löcher gelangen. Würde an diesen Stellen das Vorderende durch die Schwerkraft rein passiv abwärts gezogen, so würde das Tier beim Weiterkriechen von selbst zum Einbohren veranlaßt werden (Abb. 8). Die Beobachtung lehrt jedoch, daß die Tiere keineswegs der Schwerkraftrichtung folgen und diese Stellen der Erdoberfläche zum Einbohren bevorzugen, es sei denn, daß diese nicht nur für das Vorderende, sondern für das ganze Tier geradezu »Fallen« bilden. Daß auch da nicht der Einfluß der Schwerkraft, sondern die besondere Gestalt der Oberfläche das Einbohren bewirkt, zeigt folgende Beobachtung: Ich ließ zwischen den bereits erwähnten aufrecht stehenden Glasplatten (Abb. 1) Regenwürmer auf einer Erdschicht kriechen, deren Oberfläche unter einem

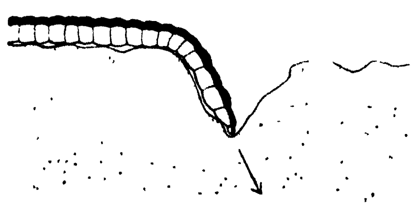


Abb. 8. An der Oberfläche kriechender Regenwurm. Wenn die Locomotion des Tieres durch die Schwerkraft beeinflußt würde, müßte diese das Vorderende in der Vertiefung des Erdbodens zum Einbohren in Richtung des Pfeiles veranlassen.

Winkel von 45° gegen die Vertikalrichtung geneigt war (Abb. 9). Dabei geriet ein nach oben kriechendes Tier in ein 2 cm tiefes Loch, das von dem aufgegebenen Einbohrversuch eines anderen Tieres herrührte. Der Wurm bohrte sich in Richtung des Pfeiles weiter ein. Hier kann von einem Einfluß der Schwerkraft nicht die Rede sein.

Auch die weiteren Versuche ergaben, daß sich die Tiere keineswegs in Richtung der Senkrechten einbohren oder einen bestimmten Winkel dazu einhalten. Ebenso spielt die Neigung der Erdoberfläche keine Rolle. Die Tiere bohren in allen Richtungen des Raumes, ohne eine Beeinflussung durch die Schwerkraft erkennen zu lassen.

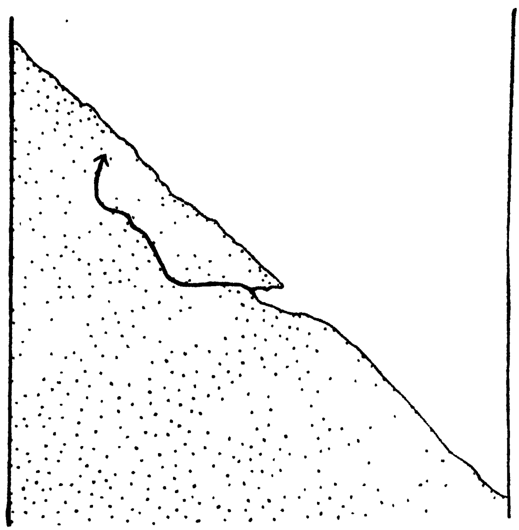


Abb. 9. Kriechspur eines Regenwurms in Erde zwischen zwei aufrecht stehenden Glasplatten. Das Tier geriet beim Kriechen an der Oberfläche in eine Vertiefung und bohrte sich in Richtung des Pfeiles weiter ein. (1/1 nat. Größe.)

Trotzdem besteht immer noch die Möglichkeit, daß sie über ihre Lage zur Schwerkraft orientiert sind. Es mußte daher ein Reizmittel angewandt werden, das die Tiere zwingt, in senkrechter Richtung zu bohren, falls sie über diese orientiert sind. Als solches wurde das Wasser benutzt, das die Tiere an die Oberfläche treibt, wie später im einzelnen nachgewiesen wird.

Zu den Versuchen dienten wieder die mehrfach erwähnten, senkrecht stehenden Glasplatten (Abb. 1). Die zwischen ihnen liegende Erde wurde mit Wasser zu einem gleichmäßig dickflüssigen Schlamm gemischt. Das Ablaufen von Wasser während des Versuches wurde durch einen Gummischlauch verhindert, der die Glasplatten wasserdicht abschloß.

Die Regenwürmer begannen sofort ziellos in der Erde umherzukriechen, um dem Wasser auszuweichen. Die vier in Abb. 10 als Beispiel wiedergegebenen Kriechspuren beweisen, daß die Tiere über die nach oben führende Richtung nicht orientiert waren.

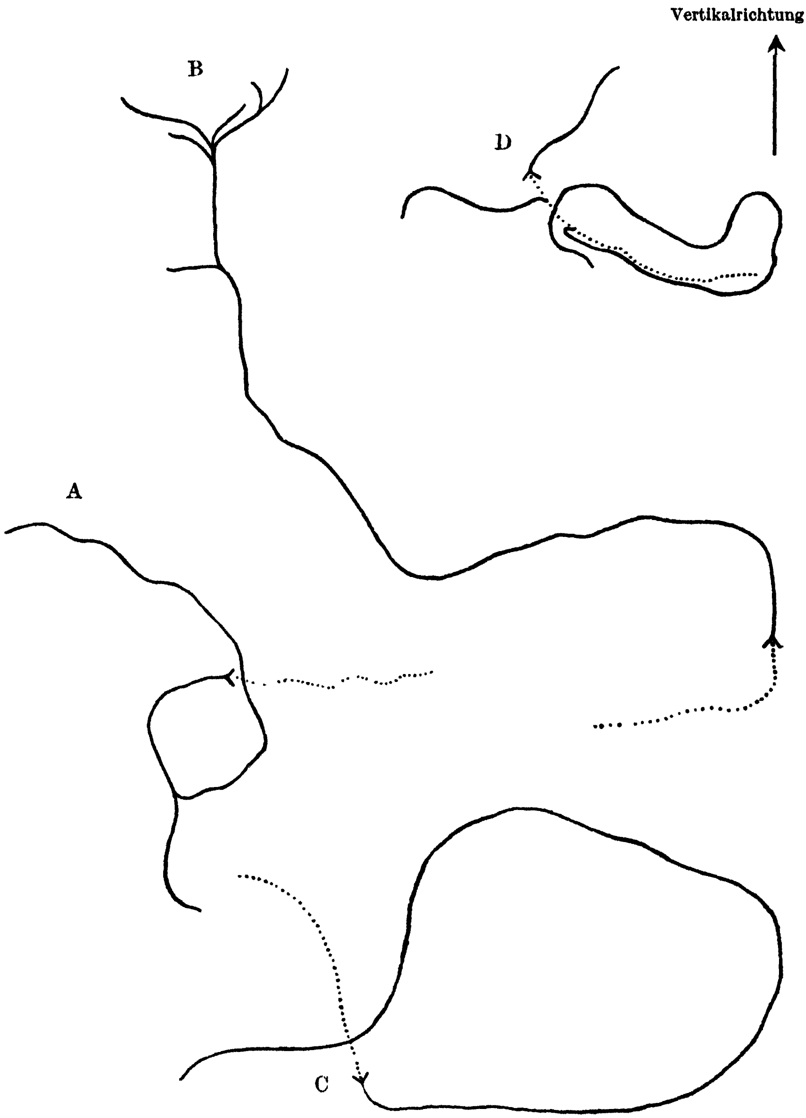


Abb. 10. Kriechspuren in stark wasserhaltiger Erde zwischen zwei aufrecht stehenden Glasplatten. ←····· Anfangslage. Die Tiere sind über die nach oben führende Richtung nicht orientiert. (1/4 nat. Größe.)

Daß die Bewegung der Regenwürmer im Erdreich in der Tat eine richtungslose ist, konnte noch durch eine weitere Versuchsreihe gezeigt werden: Ich füllte zwei Aquarien, das eine von 20 × 30 cm und das andere von 26 × 40 cm Grundfläche, bis zur Höhe von 15 cm mit Gartenerde, die ich mit Wasser zu Schlamm mischte. Auf den Boden der Gefäße brachte ich jedesmal je zehn Würmer und beobachtete bei schwacher roter Beleuchtung das Erscheinen der Tiere an der Erdoberfläche.

Die Versuche zeigten, daß die Tiere in dem größeren Aquarium die Oberfläche durchschnittlich erst später erreichten als in dem kleineren, wie die Beispiele in Tabelle 5 erkennen lassen. Dieses Ergebnis

Tabelle 5.

Anzahl der Minuten seit Versuchsbeginn	Anzahl der an der Erdoberfläche erschienenen Tiere			
	Versuch I		Versuch II	
	Aquarium mit 20 × 30 cm Grundfläche	Aquarium mit 26 × 40 cm Grundfläche	Aquarium mit 20 × 30 cm Grundfläche	Aquarium mit 26 × 40 cm Grundfläche
20	—	—	1	1
25	1	—	—	—
30	—	1	—	—
35	—	—	—	2
40	—	—	—	—
45	2	—	—	—
50	—	—	3	—
55	—	—	—	—
60	—	2	—	—
65	4	—	5	—
70	5	—	—	—
75	—	3		—
80	—	—	6	—
85	6		—	—
90	—	—	7	—
95	—	—	8	—
100	7	—	—	3
105	—	4	—	—
110	8	—	9	5
115	9	5	—	6
120	—	—	—	7
125	—	—	—	—
130	—	6	—	
135	—	7	—	—
140	10	—	—	8
145	—	—	—	—
150	—	8	—	—

ist nur dadurch zu erklären, daß in einem größeren Gefäß die Wahrscheinlichkeit, bei richtungslosem Umherkriechen an die Oberfläche zu gelangen, geringer ist, als in einem kleineren. Es liefert also einen weiteren Beweis dafür, daß die Locomotion des Regenwurms in der Erde eine ungerichtete ist und eine Orientierung nach der Schwerkraft nicht erfolgt.

Die Versuchsergebnisse dieses Abschnittes lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: Die Auslösung der bei einer Änderung der Normallage einsetzenden Umdrehbewegungen des Regenwurms wird durch die Wirkung der Schwerkraft nicht beeinflußt. Insbesondere trifft die durch v. BUDDENBROCK aufgestellte Theorie des allgemeinen Lagereflexes für den Regenwurm nicht zu. Auch die Orientierung über die beim Kriechen oder Bohren in der Erde einzuschlagende Richtung ist nicht auf statische Einflüsse zurückzuführen.

b) Das Licht.

Die negative Phototaxis des Regenwurms und die daraus sich ergebende Bedeutung des Lichtes für die Bewegungsrichtung wurde von SMITH (1902) nachgewiesen und eingehend behandelt, so daß es sich erübrigt, näher darauf einzugehen. Jedoch fehlen Angaben über den Einfluß des Lichtes auf die Orientierung des Regenwurms um seine Längsachse.

Zur Klärung dieser Fragen stellte ich Beobachtungen im Dunkelzimmer bei schwacher roter Beleuchtung an. Ich ließ die Tiere auf einer Erdschicht oder auf feuchtem Fließpapier kriechen. Mit der gleichen Regelmäßigkeit wie bei Tageslicht bewegten sich die Tiere nur auf der Bauchseite vorwärts. Brachte ich sie in Rückenlage, so drehten sie sich ebenfalls in allen Fällen auf die Ventralseite. Auch die Umdrehgeschwindigkeit wies gegenüber den bei Lichteinfluß festgestellten Zeiten einen Unterschied nicht auf, der Rückschlüsse auf eine unterstützende Wirkung der Lichtreize zugelassen hätte. Wie dort blieben die Tiere meist mehr oder weniger lange auf dem Rücken liegen, bevor sie mit Umdrehbewegungen begannen. Es läßt sich also niemals die Willkür des Beobachters bei der Bestimmung des Zeitpunktes, von dem an die Umdrehzeit zu messen ist, ganz ausschalten. Immerhin jedoch bestätigen die zahlreichen Beobachtungen (Beispiele siehe in Tabelle 6) die Annahme, daß eine Beschleunigung der Umdrehreaktionen durch den Einfluß des Lichtes nicht stattfindet. Das Licht kommt demnach als maßgebender Orientierungsfaktor bei der Auslösung des Umdrehreflexes nicht in Betracht.

Tabelle 6.

Versuchstier	A		B		C		D	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Umdreh-zeiten in Sek.	6	16	21	30	9	13	8	13
	12	4	15	36	10	32	12	2
	9	7	40	12	4	8	4	9
	24	18	33	8	—	12	5	16
	11	(39)	9	9	16	6	(21)	(38)
	17	10	7	21	21	10	—	11
	—	19	16	28	19	2	8	8
	—	—	—	42	—	4	—	—
Mittelwert in Sekunden	13	12	20	24	13	11	7	10
	—	(16)	—	—	—	—	(10)	(14)

Tabelle 6. Umdrehzeiten einiger Versuchstiere: I. im Lichte einer Rubinglaslampe, II. im Lichte einer Glühlampe von 75 Watt.

Die Versuche von Smith seien noch durch einige Beobachtungen ergänzt. Die Verfasserin stellt in ihrer Arbeit fest, daß die negative Phototaxis den Wurm veranlaßt, die dunkelsten Stellen der Erdoberfläche aufzusuchen, die er durch Versuch und Irrtum findet. Dementsprechend war anzunehmen, daß das Licht das Einbohren des Regenwurms beschleunigt und ihn gleichzeitig am Verlassen seiner Röhren hindert.

Bei Tageslicht beginnt der auf der Erde liegende Wurm sofort sich einzubohren, und ist im allgemeinen nach 1—2 Minuten in der Erde verschwunden. Versuche, die ich im Dunkelzimmer bei schwacher roter Beleuchtung anstellte, zeigten Verzögerungen der Einbohrbewegungen von durchschnittlich 10 Minuten (Beispiele siehe in Tabelle 7).

Tabelle 7.

Versuchstier	Einbohrzeit in Minuten
I	12
II	14
III	20
IV	13
V	8
VI	17
VII	9

Tabelle 7. Einbohrzeiten einiger Versuchstiere bei schwacher roter Beleuchtung, gemessen vom Augenblick der ersten Bewegung bis zum völligen Verschwinden in der Erde.

Ich beobachtete in einem Fall einen Wurm, der längere Zeit auf der Erde umhergekrochen war, ohne in diese einzudringen. Nach

16 Minuten schaltete ich im Abstand von 15 cm über dem Tier eine Glühbirne von 75 Watt ein. Das Tier zuckte momentan zusammen, begann sofort sich einzubohren und war nach 1 Minute vollständig in der Erde verschwunden. Das gleiche konnte ich nachts beobachten, wenn ich draußen die mit dem Vorderende an der Erdoberfläche liegenden Regenwürmer mit einer Laterne von mäßiger Helligkeit beleuchtete. Sobald sie von dem Lichtschein getroffen wurden, zogen sie sich blitzschnell in ihre Röhren zurück. Es ist also das Licht, das die Tiere daran hindert, auch bei Tage aus ihren Röhren an die Oberfläche aufzusteigen.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen über das Licht sind also folgende: Die Orientierung des Regenwurms um seine Längsachse wird durch das Licht nicht beeinflußt. Dagegen besteht eine Einwirkung des Lichtes auf das sonstige Verhalten des Regenwurms insofern, als es das Einbohren beschleunigt und die Würmer am Verlassen ihrer Röhren hindert.

c) Tactile Reize.

Es war die weitere Frage zu untersuchen, ob die Umdrehbewegungen des Regenwurms durch tactile Reize ausgelöst oder beeinflußt werden. Oben war mitgeteilt worden, daß der Regenwurm in Rückenlage das Vorderende ventral erhebt und Suchbewegungen ausführt (Abb. 2). Es erschien denkbar, daß die Bedeutung der letzteren ist, die Ventralseite der vorderen Segmente mit einem Gegenstand in Berührung zu bringen.

Eine Stütze fand diese Annahme in folgender Tatsache. Wenn die Bauchseite des erhobenen und eingekrümmten Vorderendes mit einem Laubblatt berührt wurde, so hörten die Suchbewegungen auf, und das Tier zeigte das Bestreben, auf dem Blatte weiterzukriechen. Ebenso krochen die Tiere auf der Erdoberfläche weiter, wenn sie diese nach starker Ventralkrümmung erreicht hatten (Abb. 2, D). Daraus wäre zu schließen, daß die Ventralseite des Regenwurms eine stärkere positive Thigmotaxis besitzt als die Dorsalseite. Es wäre dementsprechend nicht die Berührung des Rückens, sondern in erster Linie das Fehlen dieses Reizes auf der Ventralseite als Auslösung für den Umdrehreflex anzusehen.

Den Beweis dieser Annahme lieferte folgender Versuch: Ich füllte eine Glasröhre von 2 cm lichter Weite und 10 cm Länge mit lockerer Erde und ließ einen Wurm hineinkriechen. Es sollte erreicht werden, daß das Versuchstier die Röhre am anderen Ende wieder verließ und sein Vorderende, von keiner Seite berührt, daraus hervorragte. Selbst stärkste mechanische Reizung des Hinterendes vermochte jedoch die Tiere nicht zum Verlassen der Erde und damit zur Aufgabe der all-

seitigen Berührung zu bewegen. Daher wurde die ganze Erdsäule mit dem Versuchstier in der Röhre vorwärtsgeschoben, bis durch Abbröckeln der Erde das Vorderende frei wurde. Sämtliche Tiere krümmten darauf das Vorderende bis zur Berührung mit der Glasröhre ventral ein (Abb. 11). Dabei war es gleichgültig, ob die Krümmung je nach der Lage der Röhre nach oben, nach unten oder in der Horizontalebene erfolgen mußte. Der Versuch beweist zunächst die starke positive Thigmotaxis des Regenwurms, dann aber vor allem das Überwiegen der Ventralthigmotaxis über die der Dorsalseite. Bei dem frei aus der Röhre ragenden Vorderende genügt das Fehlen des Berührungsreizes auf der Bauchseite allein, um das Tier zum Kriechen auf der Ventralseite zu veranlassen.

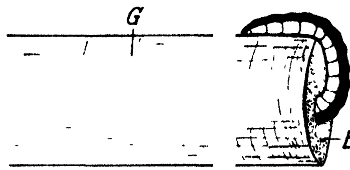


Abb. 11. Das Vorderende eines Regenwurms, das aus einer mit Erde (E) gefüllten Glasröhre (G) hervorragt und sich ventral einkrümmt.

Den Nachweis, daß das Fehlen der ventralen Berührung der einzige die Umdrehbewegungen auslösende Reiz ist, konnte ich auch noch auf folgende Weise erbringen: Ich ließ die Tiere in engen, allseitig berührenden Glasröhren auf dem Rücken liegend kriechen. Alle Versuchstiere krochen in der ihnen erteilten Anfangslage weiter, ohne sich auf die Bauchseite umzudrehen. Bringt man dagegen, wie bereits oben angegeben, die Tiere in Röhren, deren lichte Weite den Körperdurchmesser übertrifft, so erfolgt stets ein Umdrehen in die Normallage.

Das Ergebnis dieser Versuche scheint in Widerspruch zu stehen mit der leicht auszuführenden Beobachtung, daß die Würmer im horizontalen Teil ihrer Röhren im allgemeinen auf der Bauchseite kriechen. Doch zeigt die genaue Untersuchung, daß die Tiere in ihren Röhren nicht allseitiger Berührung ausgesetzt sind, da deren Weite dem Umfang der Würmer bei stärkster Kontraktion, wie sie beim Bohren erfolgt, entspricht. Es bleibt ihnen also das Fehlen oder Vorhandensein des ventralen Berührungsreizes zur Orientierung.

Zusammenfassend dürfen wir aus vorstehenden Resultaten schließen, daß das Fehlen tactiler Reize auf der Bauchseite der einzige Orientierungsfaktor ist, der die Umdrehbewegungen des Regenwurms zur Wiederherstellung der Normallage auslöst.

d) Das Wasser.

Es ist eine allgemein bekannte Tatsache, daß die Regenwürmer nach starken Regenfällen auch bei Tage die Erde verlassen; sie verdan-

ken diesem Verhalten ihren Namen. Da es denkbar wäre, daß das Erscheinen an der Oberfläche auf irgendwelche das Regenwetter begleitende Umstände zurückzuführen sei, etwa auf den größeren Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre oder eine trübere Beleuchtung, ist zunächst nachzuweisen, daß es in der Tat das Wasser ist, das die Tiere in diesen Fällen an die Oberfläche treibt. Erst dann kann die weitere Frage gestellt werden, welche Eigenschaften des Wassers im einzelnen diese Reaktion des Regenwurms hervorrufen.

Zu diesem Zweck hielt ich eine größere Anzahl Regenwürmer 2 Tage lang in gewöhnlicher Gartenerde, um sie an diese zu gewöhnen. Ein Aquarium von 30 × 20 cm Grundfläche füllte ich bis zur Höhe von 15 cm mit einem Teil dieser Erde, nachdem ich jedesmal vorher je 15 Würmer hineingebracht hatte. Ich ließ die Tiere zunächst einige Stunden im Dunkelzimmer unbehelligt stehen, um die nicht zu vermeidenden mechanischen Reize abklingen zu lassen. In dieser Zeit zeigte sich trotz Ausschaltung der Lichtreize bei Beleuchtung durch eine Rubinglaslampe keines der Tiere an der Erdoberfläche. Danach übergoß ich die Erde mit Wasser, bis dieses etwa 1 cm über der Erde stand. Auf diese Weise untersuchte ich in sieben Versuchen 105 Tiere mit folgendem Ergebnis: Nach Verlauf von $1^1/_2$ Stunden waren von je 15 Versuchstieren durchschnittlich 13 an der Erdoberfläche erschienen. Auch die übrigen verließen die Erde nach mehr oder weniger kurzer Zeit mit zwei Ausnahmen unter sämtlichen Tieren. Da sich einige Tiere zeitweise wieder in die Erde zurückzogen, wurden alle Tiere bei ihrem ersten Erscheinen an der Erdoberfläche dem Aquarium entnommen, so daß eine Doppelzählung vermieden wurde.

Das Versuchsergebnis berechtigt zu der Annahme, daß nicht die bei Regenfällen auftretenden Begleiterscheinungen, sondern daß nur das Wasser selbst die Bewegung der Würmer auslöst.

Wir kommen damit zur Untersuchung der Frage, welche vom Wasser ausgeübten Reize das Erscheinen der Regenwürmer auf der Oberfläche bedingen. Es bestehen folgende Möglichkeiten:

1. Es wäre denkbar, daß ein Unterschied des osmotischen Druckes der Körperflüssigkeit gegenüber dem des umgebenden Wassers zu einem Flüssigkeitsaustausch und dadurch zu einer Beunruhigung der Tiere führte, die diese zur Flucht veranlaßt.

2. Das in die Erde eindringende Wasser könnte in seiner chemischen Zusammensetzung durch Bodensalze verändert werden, so daß seine saure oder alkalische Beschaffenheit die Reaktion des Regenwurms auslöst.

3. Der Sauerstoffgehalt des Wassers wird nach MERKER beim Durchsickern durch die Erde vermindert, und es erscheint möglich, daß der verminderte Sauerstoffgehalt die Tiere an der Oberfläche bessere Atmungsverhältnisse aufsuchen läßt.

4. Der mechanische Reiz des Wassers könnte als Auslösungsreiz angesehen werden.

1. Die osmotische Wirkung des Wassers.

Bevor wir den Einfluß der Osmose auf die Locomotion des Regenwurms untersuchen, ist festzustellen, ob bei abweichender Konzentration der Körperflüssigkeit von der des umgebenden Wassers eine osmotische Abgabe bzw. Aufnahme von Flüssigkeit durch den Regenwurm stattfindet.

Ich entnahm die zu untersuchenden Tiere der Erde und reinigte sie vorsichtig unter Vermeidung stärkerer Reize mit Fließpapier. Nach Feststellung ihres Gewichtes brachte ich sie in eine Lösung von bestimmter Konzentration, in der sie im allgemeinen 30 Minuten verblieben. Hierauf wurden sie erneut mit Fließpapier gereinigt und gewogen. Während der Wägung bedeckte ich die Tiere mit einem Glasschälchen, um ein Verdunsten des Wassers zu vermeiden.

Im ersten Versuch verwandte ich eine Lösung von 65 g NaCl, 2 g KCl, 2 g $CaCl_2$ und 2 g $NaHCO_3$ in 5 l Wasser. Sie entspricht der doppelten Konzentration einer froschisotonischen RINGER-Lösung mit einem Zusatz von $NaHCO_3$, ähnlich dem der RINGER-LOCKE-Lösung. In den weiteren Versuchen wurden stärker verdünnte Lösungen benutzt, die jedoch in ihrer Zusammensetzung auf obige Grundlösung zurückgingen.

Versuch I: Das Gewicht von sechs intakten Regenwürmern betrug nach der Reinigung mit Fließpapier zusammen 29,50 g. Die Tiere blieben 30 Minuten in der Ausgangslösung; danach wurde ihr Gewicht mit 27,15 g festgestellt. Das bedeutet eine Abnahme des Körpergewichtes um 2,35 g oder 8%.

Zum Versuch II benutzte ich eine Lösung von $^1/_2$ Konzentration. In dieser wurde nach 30 Minuten bei sieben Würmern ein Gewichtsverlust von 1,65 g festgestellt. Das entspricht bei einem Anfangsgewicht von 31,50 g einer Abnahme von 5,3%. Bei einer Lösung von $^1/_3$ Konzentration im Versuch III zeigten sieben Würmer nach 30 Minuten eine Gewichtsverminderung von 32,40 g auf 31,80 g, also um 1,9%. Eine weitere Verdünnung der Lösung auf $^1/_4$ im Versuch IV bewirkte bei sieben Würmern nach 30 Minuten eine Abnahme von 33,60 g auf 33,20 g um 1,2%. Sechs Würmer, deren ursprüngliches Gewicht 29,60 g be-

trug, verloren in einer auf $^1/_6$ verdünnten Lösung im Versuch V noch 0,10 g oder 0,3% ihres Körpergewichtes, während sich im Versuch VI bei einer auf $^1/_8$ verdünnten Lösung das Gewicht von fünf Würmern in 30 Minuten mit 23,40 g als konstant erwies.

Die so gewonnenen Zahlen stellen nicht das Maximum der Gewichtsabnahme dar, da die Versuche nach 30 Minuten abgebrochen wurden. Im Versuch II nahmen beispielsweise die sechs Versuchstiere, deren Gewichtsverlust in den ersten 30 Minuten 5,3% betrug, nach weiteren 70 Minuten in derselben Lösung noch 0,75 g oder 2,4% des Anfangsgewichtes ab. Dieser Prozentsatz bleibt also in mehr als der doppelten Zeit weit unter dem in den ersten 30 Minuten festgestellten Satz. Weitere Versuche bestätigten dieses Resultat und führten zu der Feststellung, daß die Hauptwirkung der Osmose in den ersten 30 Minuten stattfindet. Da es in diesem Zusammenhang nicht auf absolute Zahlen ankommt, sondern nur auf Vergleichswerte, genügen die nach einer Versuchsdauer von 30 Minuten gewonnenen Ergebnisse.

Ihre Zusammenstellung in Tabelle 8 läßt eine Abhängigkeit der Gewichtsabnahme vom Konzentrationsgrad der Lösungen erkennen. Obwohl dieses Funktionsverhältnis schon auf eine Osmosewirkung hindeutet, läßt ein der Versuchsanordnung notwendigerweise anhaftender Mangel diese noch zweifelhaft erscheinen.

Tabelle 8.

Versuch	Konzentration der Lösung	Anzahl der Tiere	Anfangsgewicht in g	Endgewicht nach 30 Min. in g	Abnahme in g	Abnahme in %
I	1	6	29,50	27,15	2,35	8
II	$^1/_2$	7	31,50	29,85	1,65	5,3
III	$^1/_3$	7	32,40	31,80	0,60	1,9
IV	$^1/_4$	7	33,60	33,20	0,40	1,2
V	$^1/_6$	6	29,60	29,50	0,10	0,3
VI	$^1/_8$	5	23,40	23,40	—	—

Es wurden bei einzelnen Würmern Ausscheidungen aus dem Darm festgestellt, während die Tiere sich in den verschiedenen Lösungen befanden. Soweit diese in Form fester Excremente auftraten, wurden sie bei der Wägung berücksichtigt; handelte es sich dagegen um flüssige Stoffe, so war das unmöglich. Auch konnte die durch erhöhte Drüsentätigkeit und durch die Behandlung mit Fließpapier entstehende Gewichtsverminderung nicht berücksichtigt werden. Es wäre denkbar, daß die durch Ausscheidungen bewirkte Abnahme mit wachsender Kon-

zentration des umgebenden Mediums zunimmt und eine Osmosewirkung überhaupt nicht stattfindet. Dieser Zweifel wurde erst behoben durch Versuche mit Wasser, das im Vergleich zur Körperflüssigkeit des Regenwurms hypotonisch ist.

Die Methode war die gleiche wie bei den oben erwähnten Wägungen. Sechs Würmer, deren Anfangsgewicht 29,75 g betrug, zeigten nach einem Aufenthalt von 30 Minuten in Wasser eine Gewichtszunahme von 1,61 g oder 5,4% des ursprünglichen Gewichtes. Ein zweiter Versuch ergab bei sechs Tieren in 35 Minuten eine Gewichtssteigerung von 30,95 g auf 32,53 g, also um 5,2%. Nach einer Zeit von 60 Minuten erfuhr das Gewicht von fünf Würmern eine Erhöhung von 1,65 g. Das bedeutet bei einem Anfangsgewicht von 29,05 g eine Zunahme um 5,7%. Endlich ermittelte ich bei sechs Würmern nach 2 Stunden eine Zunahme von 7,3% gegenüber dem ursprünglichen Gewicht von 30,93 g. Die Veränderung ist demnach auch hier in den ersten 30 Minuten am stärksten.

Auch diese Zahlen sind keineswegs absolut zu werten. Immerhin zwingt die Tatsache der Gewichtszunahme überhaupt zu dem Schluß, daß eine Osmosewirkung stattfindet.

Dagegen läßt diese Versuchsmethode keine direkten Rückschlüsse auf die Konzentration der Körperflüssigkeit zu. Diese beträgt bei einem Gefrierpunkt von −0,31 °C $^2/_3$ der Konzentration des Froschblutes (STENIUS 1903, ADOLPH 1927), entspricht also der auf $^1/_3$ verdünnten Ausgangslösung in unseren Versuchen (65 g $NaCl$, 2 g KCl, 2 g $CaCl_2$, 2 g $NaHCO_3$ in 15 l Wasser gelöst). Demnach ist die Lösung, in der das Gewicht der Tiere als konstant ermittelt wurde, schon als hypotonisch anzusehen, wobei anzunehmen ist, daß die auf Osmose zurückzuführende Gewichtszunahme von der durch Ausscheidungen bedingten Abnahme ausgeglichen wird.

Betrachten wir daraufhin erneut die Resultate der Versuche I bis VI, wie sie Tabelle 8 wiedergibt. Danach ist in der isotonischen Lösung noch eine Gewichtsabnahme von 1,9% zu verzeichnen, die nicht durch osmotische Wasserabgabe zu erklären ist. Dieser Prozentsatz ist demnach von den gefundenen Werten in Abzug zu bringen, wenn man die durch Osmose hervorgerufene Gewichtsabnahme ermitteln will.

Als Ergebnis unserer Voruntersuchungen ist festzustellen: Befindet sich der Regenwurm in einer Flüssigkeit, deren Konzentration von der der Körperflüssigkeit abweicht, so findet ein osmotischer Ausgleich statt. Die dadurch bewirkte Gewichtszunahme oder -abnahme ist abhängig von der Zeit und dem Konzentrationsgrad der Flüssigkeit.

Zwecks Untersuchung des Einflusses der Osmose auf die Locomotion der Regenwürmer füllte ich ein Glasgefäß von 20 × 30 cm Grundfläche mit Gartenerde bis zur Höhe von 15 cm und brachte 15 Würmer in diese hinein. Nachdem sich die Tiere 2 Tage lang eingewöhnt hatten, übergoß ich die Erde mit einer der Körperflüssigkeit des Regenwurms isotonischen Lösung. Es zeigte sich, daß bei Ausschaltung des Lichtes im Verlauf von 2 Stunden 13 Tiere an der Oberfläche erschienen waren und nach weiteren 50 Minuten auch die beiden übrigen Tiere. Auch in weiteren Versuchen erschienen sämtliche Tiere an der Erdoberfläche.

Der Einfluß der Osmose war durch die Wahl der Flüssigkeit ausgeschlossen; das zwingt zu dem Schluß, daß die Osmose nicht der ausschlaggebende Reiz ist, der die Bewegung der Tiere auslöst. Ob sie die Wirkung anderer Faktoren unterstützt, bedarf noch der Untersuchung.

Besteht ein unterstützender Einfluß der Osmose, so muß er sich in der Geschwindigkeit geltend machen, mit der die Tiere sich in der Erde vorwärts bewegen und an der Oberfläche erscheinen. Die Ausschaltung osmotischer Reize müßte eine Verzögerung dieser Bewegung zur Folge haben, während ihre Verstärkung eine raschere Locomotion und dadurch eine Erhöhung der Wahrscheinlichkeit, an die Oberfläche zu gelangen, bewirken müßte.

Die Versuche wurden in folgender Weise angestellt: Drei Aquarien von 30 × 20 cm Grundfläche wurden bis zur Höhe von 15 cm mit Gartenerde gefüllt. Die Erde des einen Gefäßes wurde mit einer der Körperflüssigkeit des Regenwurms isotonischen Lösung übergossen, die des zweiten mit einer hypertonischen Lösung von der Ausgangskonzentration und die des dritten mit Wasser, das in bezug auf die Körperflüssigkeit des Regenwurms hypotonisch war. Flüssigkeit und Erde wurden miteinander vermengt, so daß sich ein zähflüssiger Schlamm ergab, der eine gleichmäßige Verteilung der Lösung gewährleistete. Von den zu untersuchenden Tieren wurden darauf je zehn auf den Boden der drei Gefäße gebracht. Im Lichte einer Rubinglaslampe wurde in Abständen von je 5 Minuten festgestellt, wieviel Tiere die Oberfläche erreicht hatten. Da in allen drei gleichzeitig laufenden Versuchen außer dem unterschiedlichen Konzentrationsgrad der Lösungen die gleichen Bedingungen herrschten, gestatteten die Zeiten, nach denen die Tiere an der Oberfläche erschienen, einen Vergleich der von den verschiedenen Lösungen ausgeübten Wirkung.

Die in Tabelle 9 zusammengefaßten Ergebnisse einer dieser Versuchsreihen zeigen, daß die Anzahl der an der Oberfläche erschienenen Tiere bei isotonischer Lösung dauernd hinter den bei hypertonischer und

Tabelle 9.

Anzahl der Minuten seit Versuchsbeginn:	Anzahl der an der Erdoberfläche erschienenen Tiere		
	Versuch mit hypertonischer Lösung	Versuch mit isotonischer Lösung	Versuch mit Leitungswasser (hypotonisch)
10	—	—	1
20	—	—	—
30	—	—	—
40	2	1	—
50	3	—	3
60	—	—	—
65	—	2	5
70	4	—	—
75	5	—	—
80	6	3	6
85	7	—	—
90	—	—	7
95	—	—	8
100	8	—	—
110	—	4	9
115	9	—	—
120	—	—	—
145	-	—	—
150	—	6	—

Tabelle 10.

Anzahl der Minuten seit Versuchsbeginn	Anzahl der an der Erdoberfläche erschienenen Tiere	
	Versuche mit isotonischer Lösung	Versuche mit Leitungswasser (hypotonisch)
5	—	—
10	4	12
15	4	12
20	10	31
25	13	32
30	22	45
35	26	46
40	39	59
45	45	65
50	61	77
55	63	80
60	72	89
65	82	94
70	82	94
75	83	94
80	85	98
85	86	98
90	88	99

bei hypotonischer Lösung festgestellten Zahlen zurückblieb. In Abb. 12 gibt die gestrichelte Kurve das Resultat des Versuches mit isotonischer Lösung wieder, die punktierte das bei hypertonischer Lösung und die ausgezogene das mit Wasser erzielte Ergebnis. Das stärkere Ansteigen der punktierten und der ausgezogenen Kurve veranschaulicht die Tat-

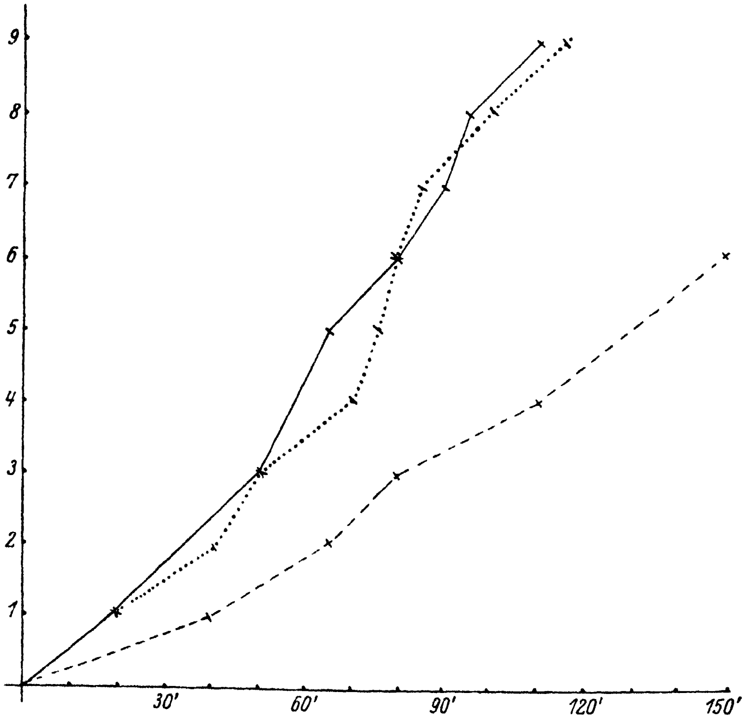


Abb. 12. Die Kurven zeigen, in welchen Zeiten die Tiere nach Übergießen des Versuchsgefäßes mit verschieden konzentrierten Losungen die Oberflache erreichten. Auf der Senkrechten ist die Anzahl der Würmer, auf der Wagerechten die Zeit abgetragen. —— Versuch mit Leitungswasser, ... mit hypertonischer Losung, ----- mit isotonischer Lösung. In Leitungswasser und in hypertonischer Lösung erschienen die Tiere rascher an der Oberfläche als in isotonischer Lösung.

sache, daß die Tiere in den betreffenden Lösungen rascher an der Erdoberfläche erschienen.

Weitere Versuche bestätigten dieses Ergebnis. Da es besonders darauf ankommt, die Wirkung des Wassers im Vergleich zu der einer isotonischen Lösung festzustellen, wurde in oben geschilderter Weise eine größere Anzahl von Versuchen unternommen. Es gelangten in 16 Versuchen insgesamt 240 Tiere zur Untersuchung, in jeder Lösung 120. Nach 90 Minuten wurde die Beobachtung jedesmal abgebrochen,

da sich in dieser Zeit ein sicheres Resultat erreichen ließ. Früher wurde gezeigt, daß die Hauptwirkung der Osmose in den ersten 30 Minuten stattfindet; dementsprechend ist auch hier der zu Beginn der Versuche auftretende Unterschied in erster Linie zu werten.

Tabelle 10 gibt die Resultate dieser beiden Versuchsreihen an. Sie läßt erkennen, wieviel Versuchstiere nach verschiedenen Zeiten die Oberfläche erreicht hatten und zeigt, daß deren Zahl bei isotonischer Lösung ständig geringer bleibt als bei Wasser.

Diese Ergebnisse berechtigen zu folgendem Schluß: Befindet sich der Regenwurm in Erde von starkem Wassergehalt, so findet ein osmotischer Ausgleich zwischen der Körperflüssigkeit des Regenwurms und dem umgebenden Wasser statt. Dieser Reiz veranlaßt den Regenwurm, sein richtungsloses Umherkriechen in der Erde beschleunigt auszuführen, wodurch sich die Wahrscheinlichkeit erhöht, an die Erdoberfläche zu gelangen.

2. Der chemische Reiz des Wassers.

Zu den Versuchen über den chemischen Reiz des Wassers wurde prinzipiell die gleiche Methode angewandt wie zur Untersuchung der Osmosewirkung des Wassers. Ich benutzte dabei Flüssigkeiten, deren Wasserstoffionenkonzentration ich ungefähr zwischen den unter natürlichen Bedingungen vorkommenden Grenzen variieren ließ, und zwar zwischen $p_H = 4{,}4$ und $p_H = 9{,}5$. Die p_H-Bestimmung geschah erst, nachdem das Gemisch von Flüssigkeit und Erde 1 Tag lang gestanden hatte, eine Änderung der chemischen Beschaffenheit also nicht mehr zu erwarten war.

Die Versuche zeigten zunächst, daß auch unter diesen Bedingungen alle Tiere an der Erdoberfläche erschienen. Weiterhin jedoch konnte weder bei saurer noch bei alkalischer Reaktion des Bodenwassers eine Verzögerung oder eine Beschleunigung dieser Bewegung beobachtet werden. Auch zeigten die Tiere in diesen Flüssigkeiten keine besondere Beunruhigung, wie das etwa bei stark hypertonischen Lösungen der Fall war.

Wir dürfen daher schließen, daß die Wasserstoffionenkonzentration des Wassers innerhalb der unter normalen Bedingungen vorkommenden Grenzen ohne Einfluß auf die Locomotion der Regenwürmer und ihr Erscheinen an der Erdoberfläche ist.

3. Der Sauerstoffgehalt des Wassers.

Es ist zunächst erforderlich, die mehrfach erwähnten Versuche von Merker genauer zu erörtern. Merker nimmt an, daß die Tiere durch das Bodenwasser in Atemnot versetzt werden und daß diese sie

an die Oberfläche fliehen läßt. Beweise für das Auftreten der Atemnot gibt er jedoch nicht; denn der Befund, daß das Wasser beim Durchsickern durch die Erde einen Teil seines Sauerstoffgehaltes verliert, beweist noch nicht, daß die Würmer unter dieser verminderten Sauerstoffspannung Atemnot leiden.

Ebenso dürfte auch folgender Versuch keine Sicherheit über den schädigenden Einfluß sauerstoffarmen Sickerwassers geben. Merker füllte zwei Gefäße mit Wasser, das durch eine Erdsäule hindurchgesickert war und dadurch einen gewissen Prozentsatz seines Sauerstoffgehaltes verloren hatte. In diesem Wasser hielt er Regenwürmer, nachdem er in dem einen Gefäß zuvor wieder Sauerstoff gelöst hatte, und teilt über deren Verhalten mit: »Ich konnte nicht beobachten, daß das Sickerwasser an sich einen schädigenden Einfluß auf die Würmer hatte. Der Wurm in sauerstoffreichem Wasser überlebte und hielt sich noch wochenlang unter meiner Kontrolle; danach beachtete ich ihn nicht mehr. Der andere aber in Sickerwasser mit geringem Sauerstoffgehalt gebärdete sich sehr erregt und starb unter den Erscheinungen der Erstickung. Wir dürfen also schließen, daß Sickerwasser an sich nicht schädigt, und daß nur sein geringer Sauerstoffgehalt es gefährlich macht.«

Zunächst bleibt es der Willkür des Beobachters überlassen, die auftretenden Erscheinungen als »Erscheinungen der Erstickung« zu deuten. Zum anderen dürfte es kaum möglich sein, auf Grund eines Versuches an einem einzigen Wurm bestimmte Schlüsse zu ziehen. Auch die Angabe Merkers, daß seine Versuchsergebnisse nicht gegen seine Annahme sprechen, kann nicht als Beweis für deren Gültigkeit angesehen werden.

Merker teilt weiterhin mit, er habe verschieden große Würmer in reinem flachen Wasser wochen- und monatelang halten können, sofern er nur das Wasser öfters gewechselt habe. Auch in ungewechseltem Wasser konnte er manchen Wurm über 1 Woche lang halten. In Wasser mit erdigem Grund hielten sich die Tiere nicht so lange. Da Merker keine Zahlen angibt, prüfte ich diese Mitteilung in einer Reihe von Vorversuchen.

An einem sonnenlosen Kellerfenster stellte ich zwei bis zur Höhe von 14 cm mit Wasser gefüllte Glasgefäße auf, von denen das eine mit dauernder, starker Durchlüftung versehen wurde. In jedem dieser Gefäße hielt ich sechs kräftige Würmer.

Nach 4 Tagen hatte im durchlüfteten Wasser ein Tier das Hinterende abgeschnürt und bewegte sich auch bei starker Reizung nicht mehr, es wurde entfernt. Nachdem am 7. Tage ein zweites Tier die hinteren

Segmente abgeworfen hatte, wurde nach 8 Tagen ein drittes ohne Hinterende und ein totes Tier aufgefunden. Die beiden übrigen Tiere starben nach 26 bzw. 28 Tagen.

Im undurchlüfteten Wasser fand ich am 3. Tage eines der Tiere völlig regungslos, sein dorsales Blutgefäß pulsierte jedoch noch schwach. Das Tier wurde dem Wasser entnommen. Die übrigen fünf Tiere lebten noch nach 45 Tagen, hatten keinerlei Abschnürungen vorgenommen und zeigten ein normales Verhalten. Danach wurde der Versuch abgebrochen.

In einer zweiten Versuchsreihe benutzte ich drei 15 cm hoch mit Erde gefüllte Aquarien. Diese Erde wurde mit Wasser übergossen und gut durchmischt; danach stand der Wasserspiegel noch etwa 4 cm über der Erdoberfläche. In die Erde wurden insgesamt 17 Würmer hineingebracht. Das Licht schaltete ich durch Aufstellen der Gefäße im Dunkelzimmer aus. In den ersten Tagen versuchten die Tiere, dem Wasser durch Emporkriechen an den Glaswänden des Aquariums zu entkommen, doch bald gewöhnten sie sich ein und lagen dann zumeist ruhig an der Erdoberfläche im Wasser.

Sämtliche 17 Tiere hielten sich unter meiner ständigen Kontrolle 40 Tage lang, ohne irgendwelche Schädigungen erkennen zu lassen; danach brach ich den Versuch ab.

Diese Resultate stehen in gewissem Gegensatz zu denen von MERKER. Sie zeigen, daß sich Regenwürmer in Wasser mit erdigem Grund ebenso lange zu halten vermögen wie in solchem ohne Verbindung mit Erde. Stellen sie damit die Annahme MERKERS von der ausschlaggebenden Bedeutung des Sauerstoffgehaltes des Bodenwassers für die Bewegung der Regenwürmer an die Oberfläche zumindest in Zweifel, so liefern sie allerdings noch nicht den Beweis dafür, daß ein solcher Einfluß nicht besteht. Dieser wurde durch eine weitere Versuchsreihe erbracht. Sie beruhte auf folgendem Grundgedanken:

Wenn es gelang, die in der Erde befindlichen Tiere durch ein anderes Mittel als das Wasser nachweisbar in Atemnot zu bringen, so müßten sie, wenn MERKER recht hätte, hierdurch ebenfalls zum Aufsuchen der Erdoberfläche veranlaßt werden. Ein gegenteiliges Verhalten würde die Annahme MERKERS als irrig erweisen.

Zur Ausführung dieser Versuche benutzte ich ein durch aufgeschliffenen Deckel fest verschließbares Glasgefäß. Dieses wurde bis zur Höhe von 15 cm mit Gartenerde gefüllt und mit einer Anzahl Regenwürmer besetzt. Durch ein Metallrohr, das durch die Öffnung eines Gummistopfens im Deckel oberhalb der Erde mündete, konnte aus

einer Bombe Stickstoff zugeführt werden. Ein weiteres Rohr, das bis an die Oberfläche der Erde reichte, diente zur Zuleitung von Wasser. Während von oben her Stickstoff in das Gefäß eingeleitet wurde, konnte die im Verhältnis zum Stickstoff schwerere Luft durch ein am Boden des Gefäßes mündendes drittes Metallrohr nach außen entweichen. Ein Verstopfen dieses Rohres durch Erdeteilchen wurde durch Drahtgaze, die die Öffnung bedeckte, vermieden. Das entweichende Gasgemisch wurde aufgefangen und gestattete eine ständige Kontrolle der im Gefäß herrschenden Sauerstoffkonzentration. Diese wurde nach der JORDANschen Methode der Sauerstoffanalyse mit der Utrechter Gaspipette ausgeführt.

Im Versuch I wurde die Stickstoffzufuhr so stark gewählt, daß die Analysen nach 90 Minuten keinen Sauerstoffgehalt mehr nachweisen ließen. Die von mir zu Versuchsbeginn in die Erde hineingebrachten Tiere waren demnach mit Sicherheit in Atemnot. Die ständige Beobachtung des Versuches ergab, daß bis zum Abend nach Verlauf von 8 Stunden keines der Tiere an der Erdoberfläche erschienen war. Ebenso wurde auch kein Wurm in der Erde an der Glaswand beobachtet. Über Nacht und an den beiden folgenden Tagen änderte sich daran nichts. Darauf wurde der Versuch am 3. Tage abgebrochen und das Gefäß geöffnet. Die Tiere lagen noch nahezu an der gleichen Stelle, an die sie zu Beginn des Versuches gebracht worden waren, und waren ausnahmslos tot. Da außer den veränderten Gasverhältnissen alle Lebensbedingungen normale waren, ist der Tod auf Sauerstoffmangel zurückzuführen. Weitere Versuche führten zu demselben Ergebnis.

Es ließe sich einwenden, daß die Tiere durch den plötzlichen Sauerstoffmangel so stark betäubt werden könnten, daß ihnen eine Vorwärtsbewegung nicht mehr möglich ist. Ich ließ daher in einem zweiten Versuch die Sauerstoffspannung bei sonst gleicher Versuchsanordnung weniger rasch abnehmen. Nach Erniedrigung des Sauerstoffgehaltes auf 12% wurde die Stickstoffzuleitung 30 Minuten lang unterbrochen. Darauf reduzierte ich den Prozentsatz auf 4,7% und ließ diesen Zustand ebenfalls 30 Minuten bestehen. Erst dann wurde auch der restliche Sauerstoff verdrängt. Das Ergebnis blieb jedoch das gleiche wie im Versuch I.

Obiger Einwand wurde weiterhin durch einen dritten Versuch behoben. Ich wählte die Stickstoffzuführung so, daß nach 2 Stunden kein Sauerstoff mehr im Gefäß nachzuweisen war. Weitere 5 Stunden später, während derer kein Tier an der Oberfläche oder an der Glaswand zu beobachten war, wurde der Versuch unterbrochen und das

Gefäß geöffnet. Die Tiere hatten sich wenig aus der Anfangslage entfernt, zeigten jedoch völlig normales Verhalten und reagierten auf mechanische Reize mit derselben Lebhaftigkeit wie zu Versuchsbeginn. Die Schädigung durch den Sauerstoffmangel ist also innerhalb der für das Erreichen der Oberfläche erforderlichen Zeit nicht so groß, als daß den Tieren eine Locomotion in der Erde unmöglich wäre.

Im Versuch IV erleichterte ich den Tieren das Auffinden der Erdoberfläche dadurch, daß ich sie veranlaßte, sich zunächst selbst einzubohren, so daß ihre Röhren an der Oberfläche mündeten. Auch hierbei änderte sich das frühere Ergebnis nicht.

Schließlich lieferte Versuch V ein Resultat von unbedingter Beweiskraft. Es befanden sich zehn Würmer in der Erde am Boden des Gefäßes. Die Stickstoffzuleitung wurde so reguliert, daß die Gasproben nach $2^1/_2$ Stunden keinen Sauerstoff mehr enthielten. Innerhalb von 6 Stunden, also $8^1/_2$ Stunden nach Versuchsbeginn, hatte sich noch kein Regenwurm an der Oberfläche gezeigt. Darauf ließ ich durch das bisher noch nicht benutzte Metallrohr von oben her Wasser zulaufen, bis dieses etwa 1 cm über der Erde stand. Schon nach kurzer Zeit entstanden einige Gänge an der Glaswand des Gefäßes, die auch hier ein richtungsloses Umherkriechen erkennen ließen, und nach Verlauf von mehreren Stunden waren neun Versuchstiere an der Erdoberfläche erschienen; ein Tier erreichte sie nicht. Dieses Ergebnis wurde durch weitere gleichartige Versuche bestätigt.

Die während der ersten Stunden des Versuchs herrschende Atemnot der Würmer wurde durch das Zuleiten von Wasser keinesfalls erhöht. Da der Versuch im geschlossenen Gefäß geschah, war die Möglichkeit ausgeschlossen, daß das an der Oberfläche befindliche Wasser den von den Würmern verbrauchten Sauerstoff wieder ergänzen konnte, weil es nicht mit sauerstoffreicher Luft, sondern mit Stickstoff in Berührung stand. Trotzdem löste das Wasser eine Vorwärtsbewegung der Tiere aus und veranlaßte sie, an der Oberfläche liegen zu bleiben, sobald sie diese erreicht hatten.

Nach Merker verliert das Wasser beim Durchsickern durch die Erde einen erheblichen Teil seines Sauerstoffgehaltes und treibt dadurch die Tiere auf die Wanderung nach den sauerstoffreichsten Schichten an der Oberfläche. Um diese angebliche Bedeutung des sauerstoffarmen Sickerwassers zu untersuchen, ließ ich in einer sechsten Versuchsreihe bei derselben Anordnung wie im Versuch V das Wasser nicht von oben, sondern von unten her langsam in der Erde hochsteigen, indem ich es durch ein bis auf den Boden des Gefäßes reichendes Metallrohr zulaufen

ließ. Das Wasser der oberen Erdschichten mußte also einen geringeren Sauerstoffgehalt besitzen als das am Boden des Gefäßes befindliche.

Auch in diesen Versuchen erschienen die Tiere an der Oberfläche und blieben trotz der ungünstigeren Atmungsverhältnisse dort liegen. Unter 30 Versuchstieren gelang es nur drei Würmern nicht, die Erdoberfläche zu erreichen.

Ein ähnliches Verhalten wurde bereits bei der Untersuchung über die Orientierung nach der Schwerkraft beobachtet. Ich ließ bei diesen Versuchen die Tiere zwischen zwei Glasplatten in gleichmäßig mit Wasser durchmischter Erde kriechen. Durch das Aufrichten des Apparates bildete sich allmählich oben eine mehrere Zentimeter hohe Wasserschicht, die jedoch von der Außenluft durch einen das Ganze ohne Luftblase abschließenden Gummischlauch getrennt war. Der Sauerstoffgehalt dieser Schicht mußte daher der gleiche sein wie der des übrigen Wassers. Trotzdem blieben die Tiere in dieser Wasserschicht an der Erdoberfläche liegen, sobald sie sie erreicht hatten.

In Zusammenhang mit den übrigen Versuchsergebnissen dürfen wir daraus den Schluß ziehen, daß der Sauerstoffgehalt des Bodenwassers keinen Einfluß auf die Bewegung der Regenwürmer und ihr Erscheinen an der Erdoberfläche ausübt.

Es sei an dieser Stelle gestattet, auf einen Einwand einzugehen, der mir gelegentlich eines Vortrages über die vorliegenden Untersuchungen bei der Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Marburg gemacht wurde. Es wurde darauf hingewiesen, daß der Regenwurm möglicherweise eine positive Aerotaxis besitze; diese würde ihm das Auffinden der Erdoberfläche erleichtern, da anzunehmen sei, daß in den oberen Erdschichten eine bessere Durchlüftung des Bodens erfolgt und daher auch dort ein größerer Sauerstoffgehalt vorhanden ist. Schon die Tatsache, daß in keinem der bisherigen Versuche eine gerichtete Bewegung nach oben festzustellen war, spricht gegen diese Annahme. Da sich der Wurm bei Tage in Tiefen von mindestens 20 bis 30 cm aufhält, wäre man gezwungen, anzunehmen, daß er in diesen Tiefen dauernd einer gewissen Atemnot ausgesetzt ist, die erst nachts bei Fortfall hemmender Lichtreize durch ein Aufsteigen an die Oberfläche beseitigt würde. Das ist in hohem Maße unwahrscheinlich. Nimmt man dagegen an, daß die positive Aerotaxis des Regenwurms erst dann auftritt, wenn der Sauerstoffgehalt des Erdbodens ein gewisses Minimum unterschreitet, so erscheint es ausgeschlossen, daß die Sauerstoffkonzentration mit zunehmender Entfernung von der Erd-

oberfläche so rasch abfällt, daß dieses Minimum schon in den geringen Tiefen erreicht würde, in denen sich der Regenwurm normalerweise aufhält.

4. Der mechanische Reiz des Wassers.

Nachdem die übrigen Möglichkeiten erschöpft sind, bleibt nur noch die Annahme übrig, daß der vom Wasser ausgeübte Berührungsreiz die Bewegung der Würmer auslöst. Sie wird vor allem durch die zuletzt erwähnten Versuche V und VI unterstützt.

Deshalb erschien es denkbar, daß auch die Strömungsrichtung des am Körper entlang fließenden Wassers insofern einen Einfluß auf die Orientierung des Regenwurms haben könnte, als das Tier beim Kriechen stets einen bestimmten Winkel zu dieser Richtung einhalten würde.

Zur Untersuchung dieser Frage wurden die mehrfach erwähnten, aufrecht stehenden Glasplatten (Abb. 1) verwandt. Die Tiere befanden sich zwischen ihnen in normal feuchter Gartenerde. Danach wurde von oben her Wasser zugeführt, welches unten dauernd wieder ablaufen konnte. Es wurde jedoch nicht beobachtet, daß die Tiere sich in einer Richtung vorwärts bewegten, die zu der des eindringenden Wassers einen annähernd gleichbleibenden Winkel bildete. Auch die im vorigen Kapitel besprochene sechste Versuchsreihe, in der von unten her Wasser in den Versuchsbehälter eingeleitet wurde, beweist, daß der Regenwurm nicht etwa mit Hilfe einer »positiven Rheotaxis« die Erdoberfläche findet.

Ein weiterer Fall, der in der Natur häufig eintreten kann, ist noch zu erwähnen. Die Tiere halten sich im allgemeinen in festen Wohnröhren auf, in denen ihnen ein leichtes Hin- und Herkriechen möglich ist. Nach Darwin sitzen sie in ihnen bei Tage dicht unter der Oberfläche, um beim Fortfall hemmender Lichtreize hervorzukommen. Bei starken Regenfällen werden die Röhren vom eindringenden Wasser zugeschwemmt. Die dadurch entstehende schlammige Erde setzt die Tiere einem allseitigen Druck aus, der sie zur Flucht veranlaßt. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse in feuchtem Sand. Auch darin ist es den Tieren nicht möglich, sich feste Röhren zu schaffen, und es gelingt daher nicht, sie zum Einbohren in feuchten Sand zu veranlassen.

Fassen wir die Ergebnisse unserer Versuche zusammen, so ist daraus folgende Bedeutung des Wassers für die Orientierung zu erkennen: Die Bewegung der Regenwürmer im Erdreich wird bei Anwesenheit von Wasser durch den von ihm ausgeübten tactilen Reiz ausgelöst und durch die im Wasser einsetzende Osmose unterstützt. Der Sauerstoffgehalt und die chemische Beschaffenheit des Wassers besitzen keinen Einfluß.

e) Der Erdwiderstand.

Die Versuche über die Bedeutung des beim Bohren zu überwindenden Erdwiderstandes für die Bewegungsrichtung des Regenwurms wurden unter Benutzung der vertikal stehenden Glasplatten (Abb. 1) ausgeführt. Der untere Teil der zwischen ihnen liegenden Erdschicht wurde leicht festgedrückt, während der obere aus lockerer Erde bestand. Die Tiere wurden veranlaßt, sich in die obere Schicht einzubohren. Bei keinem der Versuchstiere konnte ein Übergang aus dieser in die festere

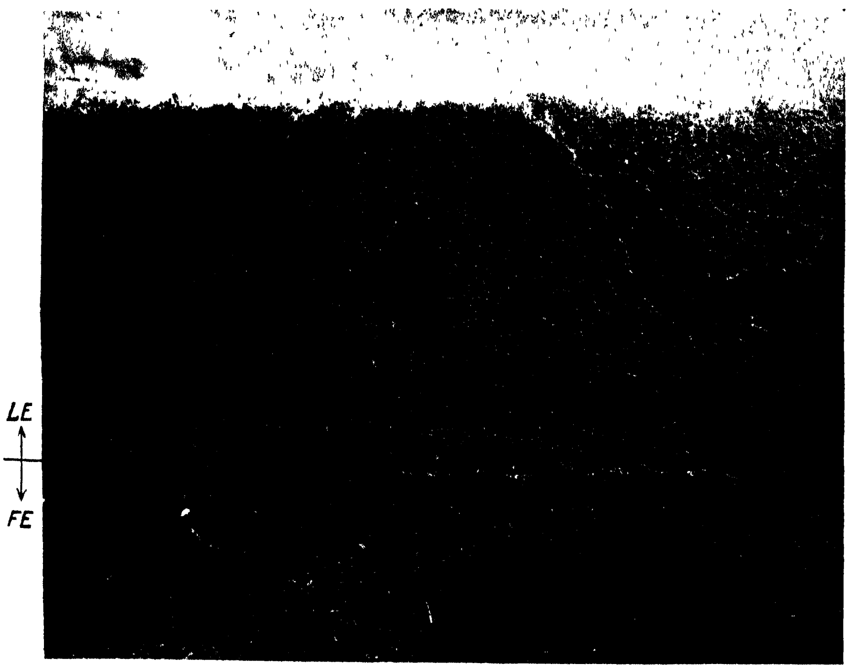


Abb 13. Wurmröhre, die in lockerer Erde (*LE*) abwärts führt und dann vor einer festeren Erdschicht (*FE*) in scharfem Winkel ausweicht.

Erdschicht beobachtet werden. Sobald sie diese erreicht hatten, stellten sie entweder die Vorwärtsbewegung ein und hielten sich in der bis dahin gegrabenen Röhre auf, oder sie bogen in eine andere Richtung ab und wichen vor der festeren Erdschicht aus (Abb. 13).

Dabei war die Festigkeit der Erde nicht so groß, als daß ein Einbohren nicht möglich gewesen wäre. Das wurde durch eine Versuchsreihe erwiesen, in der die Erdoberfläche so abgeschrägt worden war, daß sich die Tiere von der Oberfläche her sowohl in die lockere als auch in die festere Erde unmittelbar einbohren konnten. Ein Versuchstier

bohrte sich beispielsweise zunächst in die leichtere Erde ein (Abb. 14). An der festeren Schicht angelangt, blieb es nahezu 2 Stunden in seiner Röhre liegen, um sich danach rückwärts an die Erdoberfläche zurückzuziehen. Bald darauf bohrte es sich weiter unten in die festere Erde ein. Es ist daher nicht die feste Erde an sich, sondern der Unterschied in der Festigkeit, der das Tier zurückweichen läßt.

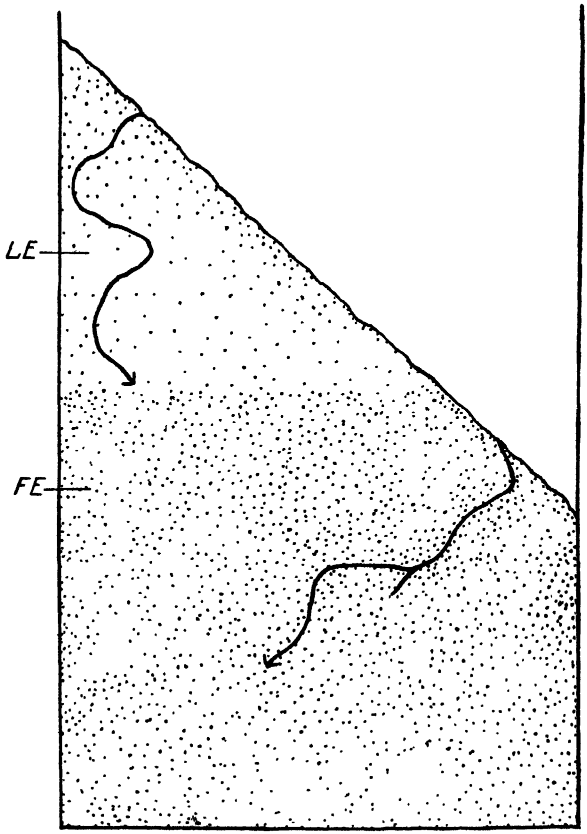


Abb. 14. Kriechspuren eines Regenwurms, der sich zunächst in lockere Erde (*LE*) einbohrte, bei Erreichen einer festeren Erdschicht (*FE*) an die Oberfläche zurückkehrte und sich weiter unten unmittelbar in diese einbohrte. (1/4 nat. Größe.)

Es besteht danach die Möglichkeit, daß unter normalen Bedingungen der zu überwindende Erdwiderstand den Regenwurm in seiner Locomotionsrichtung beeinflußt. Da er im allgemeinen mit wachsender Entfernung von der Erdoberfläche zunimmt, ist es denkbar, daß er den Wurm bei seinem Umherkriechen in der Erde daran hindert, in zu große Tiefen vorzudringen.

V. Biologische Auswertung der Beobachtungen und Versuchsergebnisse.

Der Regenwurm lebt in einem System selbstgebohrter Röhren, die sich bis zu einer Tiefe von etwa 40 cm erstrecken und an der Oberfläche münden. Das Bohren dieser Röhren geschieht normalerweise nicht, indem der Regenwurm die zu beseitigende Erde frißt, sondern dadurch, daß er sie durch die Kontraktionen seines Vorderendes verdrängt. Die durch Schleimabsonderung verkitteten Wände der Röhren geben diesen eine gewisse Festigkeit, die dem Tier ein leichtes Hin- und Herkriechen ermöglicht.

Das Licht hindert den Regenwurm daran, tagsüber seine Röhren zu verlassen. Erst nachts bei Fortfall hemmender Lichtreize kommt er aus ihnen hervor, um an der Erdoberfläche auf Nahrungserwerb auszugehen und gegebenenfalls einen Partner zur Copulation zu suchen. Auch des Nachts verläßt er seine Röhren nur selten ganz. Das Hinterende bleibt zumeist in der Röhre stecken und gibt dem Tier die Möglichkeit, sich bei Gefahr rasch in die Erde zurückzuziehen. Am Tage bleibt die Röhrenöffnung durch eingezogenes Laub und Excremente verstopft.

Ein statischer Sinn ist für den Regenwurm als entbehrlich zu denken, da seine Röhren im allgemeinen an die Oberfläche führen. Ebenso hindert ihn der nach unten zunehmende Erdwiderstand daran, sich in zu große Tiefen zu verirren.

Das bei Regenfällen in die Erde eindringende Wasser löst durch seinen tactilen Reiz eine lebhafte, richtungslose Vorwärtsbewegung des Tieres aus, die erst mit dem Erreichen der Erdoberfläche endet. Sobald das Wasser aus den oberen Erdschichten abgelaufen ist, bohrt sich der Regenwurm erneut in die Erde ein. Würde er bei seinem Umherkriechen nicht an die Oberfläche gelangen, so ist zu vermuten, daß es ihm trotzdem möglich ist, in der wasserhaltigen und möglicherweise sauerstoffarmen Erde längere Zeit zu leben. Die Versuche von Jordan und B. Schwarz (1920), sowie die von Dolk und v. d. Paauw (1929) haben die große Anpassungsfähigkeit des Regenwurms an ein Leben bei niederer Sauerstoffspannung gezeigt. Auch die oben angeführten Versuche, in denen Regenwürmer wochenlang in ungewechseltem Wasser am Leben blieben, liefern eine Bestätigung dafür.

Daher ist es auch verständlich, daß der immerhin sehr niedrige Sauerstoffgehalt des Wassers den Regenwurm nicht zwingt, bei Regenwetter die Erdoberfläche aufzusuchen, um dort seinen Sauerstoffbedarf zu decken.

VI. Zusammenfassung.

Die Locomotion des Regenwurms erfolgt beim Kriechen auf einer Fläche nur in der Bauchlage. Bei allseitiger Berührung dagegen bewegt sich das Tier in der ihm erteilten Anfangslage weiter, ohne die Bauchseite zu bevorzugen. Eine Änderung der Normallage unter einseitiger Berührung ruft beim kriechenden Regenwurm und bei jedem seiner Teilstücke Umdrehbewegungen hervor.

Exstirpation des Oberschlundganglions beeinträchtigt die Kriechbewegungen des Regenwurms insofern, als sie das Tier während des Kriechens zu einer Dorsalkrümmung der vorderen Segmente veranlaßt. Gleichzeitig findet eine Verzögerung der Einbohrbewegungen statt.

Ein Einfluß der Schwerkraft auf die Lagekorrektionen des Regenwurms und auf die beim Kriechen in und außerhalb der Erde einzuschlagende Richtung besteht nicht. Der Regenwurm orientiert sich daher nicht vermöge eines allgemeinen Lagereflexes im Sinne der Annahme v. BUDDENBROCKS.

Das Licht hat ebenfalls keine Einwirkung auf die Umdrehbewegungen des Regenwurms. Dagegen vermag es eine Beschleunigung der Einbohrbewegungen hervorzurufen und die Tiere am Verlassen ihrer Röhren zu hindern.

Als einziger Auslösungsreiz für den bei einer Änderung der Normallage auftretenden Umdrehreflex ist das Fehlen tactiler Reize auf der Ventralseite anzusehen.

Es ist der Nachweis erbracht worden, daß bei starken Regenfällen nicht die dabei eintretende trübere Beleuchtung oder der größere Feuchtigkeitsgehalt der Luft, sondern das Wasser selbst die Regenwürmer zum Verlassen ihrer Röhren bewegt. Diese Reaktion ist in erster Linie auf den mechanischen Reiz des Wassers zurückzuführen, der ein richtungsloses Umherkriechen der Tiere in der Erde auslöst, bis sie die Erdoberfläche erreicht haben. Beschleunigend auf die Locomotion wirkt dabei der osmotische Wasseraustausch, der bei abweichender Molarkonzentration der Körperflüssigkeit des Regenwurms von der des umgebenden Mediums einsetzt. Die chemische Beschaffenheit und die durch Oxydationsprozesse im Erdboden verminderte Sauerstoffspannung des Wassers üben keinen Einfluß aus. Ebenso ließen die Beobachtungen nicht auf das Vorhandensein einer Aerotaxis schließen.

Von maßgebender Bedeutung ist der beim Bohren zu überwindende Erdwiderstand. Da er normalerweise nach abwärts zunimmt, hindert er den Regenwurm daran, in größere Tiefen vorzudringen.

Literaturverzeichnis.

Adolph, E. F., 1927: The regulation of volume and concentration in the body fluids of earthworm. Journ. exp. Zool. 47.

Alsterberg, G., 1924: Die Sinnesphysiologie der Tubificiden. Acta universitatis Lundensis 20.

Bohn, G., 1906: Attitudes et mouvements des Annélides. Ann. sc. naturelles, Zool., 9. sér. T. 3. Paris.

v. Buddenbrock, W., 1912: Über die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere. Biol. Zentralbl. 32.

— 1913: Über die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere. Zool. Jahrb., Allg. Zool. u. Phys. 33.

— 1914: Über die Orientierung der Krebse im Raum. Zool. Jahrb., Allg. Zool. u. Phys. 34.

Darwin, Ch., 1882: Die Bildung der Ackererde durch die Tätigkeit der Würmer. Stuttgart.

Dolk, H. E. und v. d. Paauw, F., 1928: Die Bedeutung des Hämoglobins für die Atmung des Regenwurms. Tijdschr. d. Ned. Dierkundige Vereenig., 3. Ser., Deel 1.

— — 1929: Die Leistungen des Hämoglobins beim Regenwurm. Z. f. vergl. Physiol. 10.

Focke, F., 1929: Die Raumorientierung von Lumbricus. Verhandl. Deutsch. Zoolog. Ges.

Fraenkel, G., 1927: Die Grabbewegung der Soleniden. Z. f. vergl. Physiol. 6.

— 1928: Über den Auslösungsreiz des Umdrehreflexes bei Seesternen und Schlangensternen. Z. f. vergl. Physiol. 7.

Friedländer, B., 1888/89: Über das Kriechen der Regenwürmer. Biol. Zentralbl. 8.

— 1894: Beitrage zur Physiologie des Centralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer. Pflügers Archiv ges. Physiol. 58.

Hanel, E., 1904: Ein Beitrag zur Psychologie der Regenwürmer. Z. f. allg. Physiol. 4.

Hensen, V., 1877: Die Tätigkeit des Regenwurms (Lumbricus terrestris L.) für die Fruchtbarkeit des Erdbodens. Z. w. Z. 28.

Herter, K., 1925: Tastsinn, Strömungssinn und Temperatursinn der Tiere und die diesen Sinnen zugeordneten Reaktionen. Zool. Bausteine, Bd. 1, H. 1.

Hesse, R., 1896: Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden. Z. w. Z. 61.

Jennings, H. S., 1906: Modifiability in behaviour. II. Factors determining direction and character of movement in the earthworm. Journ exp. Zool. 3.

Joest, E., 1897: Transplantationsversuche an Lumbriciden. Morphologie und Physiologie der Transplantationen. Arch. f. Entwicklungsmech.

Jordan, H., 1913: Wie ziehen die Regenwürmer Blätter in ihre Röhren? Zool. Jahrb., Allg. Zool. u. Physiol. 33.

JORDAN, H. und SCHWARZ, B., 1920: Einfache Apparate zur Gasanalyse und Mikrospirometrie in bestimmten Gasgemischen und über die Bedeutung des Hämoglobins beim Regenwurm. Pflügers Archiv ges. Physiol. 185.

KORSCHELT, E., 1925: Über Ruhezustände der Regenwürmer. Zool. Anz. 64.

KREIDL, A., 1893: Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths. II. Versuche an Krebsen. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Klasse. Vol. 102, 3.

MANGOLD, O., 1925: Beobachtungen und Experimente zur Biologie des Regenwurms I. (Lauterzeugung, Formsinn und chemischer Sinn.) Z. f. vergl. Physiol. 2.

MERKER, E., 1926: Die Empfindlichkeit feuchthäutiger Tiere im Lichte. II. Warum kommen Regenwürmer in Wasserlachen um, und warum verlassen sie bei Regen ihre Wohnröhren? Zool. Jahrb., Allg. Zool. u. Physiol. 42.

MICHAELSEN, W., 1900: Vermes: Oligochaeta. Das Tierreich. 10. Lieferung.

NOMURA, E. and OHFUCHI, S., 1928: Effect of inorganic salts on photic orientation in Allolobophora foetida. Sci. Repts. Tôhoku Imper. Univers. 4. Ser. Vol. 3.

PARKER, G. H. and ARKIN, L., 1901: The directive influence of light on the earthworm Allolobophora foetida. Americ. Journ. Physiol. 5.

PARKER, G. H. and METCALF, C. R., 1906/07: The reactions of earthworm to salts. Americ. Journ. Physiol. 17.

PARKER, G. H. and PARSHLEY, H. M., 1911: The reactions of earthworm to dry and to moist surfaces. Journ. exp. Zool. 11.

ROGERS, C. G. and LEWIS, E. M., 1914: The relation of body temperature of the earthworm to that of its environment. Biol. Bull. 27.

— 1914: The temperature coefficient of the rate of contraction of the dorsal bloodvessel of the earthworm. Biol. Bull. 27.

SMITH, A. C., 1902: The influence of temperature, odors, light and contact on the movements of the earthworm. Americ. Journ. Physiol. 6.

STENIUS, S., 1903/04: Der osmotische Druck im Meerwasser. Öfversigt af Finska Vetenscaps-Societetens Forhandlingar. 46, Nr. 6.

VEJDOVSKY, F., 1884: System und Morphologie der Oligochäten. Prag.

WOLF, E., 1926: Physiologische Untersuchungen über das Umdrehen der Seesterne und Schlangensterne. Z. f. vergl. Physiol. 3.

Die Korrelationen zwischen Kiemensäckchen und Nackenschild bei Phyllopoden.
(Versuch einer Analyse mit Hilfe elektiver Vitalfärbung.)

Von

Emil Dejdar (Prag).

(Arbeiten der Biologisch-physikalischen Arbeitsgemeinschaft im Zoologischen Institut der Deutschen Universität in Prag.)

Mit 10 Abbildungen im Text und Tafel 7—11.

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung.

Ein vergleichendes Studium der größeren Arbeiten über Crustaceen und der zusammenfassenden Darstellungen in den Lehr- und Handbüchern zeigt, daß über den Bau, die Funktion und die vergleichend morphologische Bedeutung einzelner Organe noch manche Unklarheit herrscht. Das trifft vor allem für jenen Zellkomplex zu, der durch seine konstante Lage auf der Dorsalseite des Kopfes oder Nackens und den auffallend einheitlichen Bau ausgezeichnet ist, schon den ältesten Beobachtern aufgefallen war und auch immer als ein eigenes Organ angesprochen wurde. Man hat bloß auf Grund der mikroskopischen Beobachtung zunächst einen ganz indifferenten Namen dafür verwendet,

nämlich »Nackenorgan«. Daneben sind aber bald Ausdrücke gebraucht worden, welche bereits eine bestimmte Funktion postulieren; z. B. »Anheftungs- oder Haftorgan«. Für spezielle Beispiele, etwa *Leptodora*, hat WEISMANN den Terminus »Kopfschild« geprägt. Von anderen Ausdrücken, die sich offenkundig auf dasselbe Organ bebeziehen, erwähne ich noch die Bezeichnung als: »Dorsalorgan, medianes Frontalorgan, Scheitelorgan, Nackendrüse und calotte cervicale«. Obwohl in zahlreichen Studien außer der Topographie und Anatomie auch der feinere Bau beachtet wurde, wurden doch bis in die jüngste Zeit keine experimentell begründeten Beweise (oder wenigstens Indizienbeweise) für eine bestimmte Funktion beigebracht. Ebenso ist man über die embryonale Anlage und die Veränderungen des Organs im Laufe der Entwicklung bei den meisten Formen noch im Unklaren. Bei dieser Sachlage schien es mir also ratsamer, in der eigenen Untersuchung mehr auf vergleichend morphologische und physiologische Gesichtspunkte zu achten, als Einzelheiten über den Zellbau und die Feinstruktur des Organs hervorzukehren. Ich glaube dazu um so mehr berechtigt zu sein, als ich die vitale Elektivfärbung und die Lebendbeobachtung als ausschließliche Untersuchungsmethoden angewendet habe.

Da eine historische Darstellung der Entwicklung unserer Kenntnisse über das Nackenschild[1] in den Handbüchern nicht vorliegt, möchte ich anschließend eine ausführliche Literaturübersicht geben. Dabei sollen in chronologischer Reihenfolge nur Arbeiten berücksichtigt werden, die nicht bloß gelegentliche Bemerkungen über das in Rede stehende Organ enthalten, und außerdem sollen die verschiedensten Vertreter der Crustaceen mit beachtet werden.

II. Literaturbesprechung.

Die ältesten Beobachtungen über das Nackenschild sind von SIEBOLD (1848) zusammengefaßt worden, wobei er auf jenes »blasenförmige Organ« hinweist, welches bei *Apus*, *Limnadia* und *Evadne* »wahrscheinlich zum Anheften« dient. LEYDIG (1851) spricht in seiner Untersuchung über *Artemia salina* und *Branchipus stagnalis* vom Nackenschild als einem »rätselhaften Organ« und gibt dessen Form und Größe bei *Branchipus stagnalis* an. ZENKER (1851) sagt über das Nacken-

[1] Ich gebrauche in der vorliegenden Arbeit diesen indifferenten Ausdruck, der mir besonders geeignet erscheint, um die Lage und die Gestalt zu charakterisieren, ohne für das Problem der Funktion dieses Organs schon durch die Bezeichnungsweise irgendwie voreinzunehmen.

schild des *Eurycercus lamellatus*: »... Mittels dieses Apparates und gewiß durch eine Anspannung der inneren Membran heftet sich das Tierchen oft an Kräuter und dergleichen fest. Beim Weibchen kommt dieser Apparat nicht vor, und ich kann mir auch nicht vorstellen, wie er etwa bei der Begattung gebraucht werden sollte.« Die grundlegende Studie von LEYDIG (1860) über die Naturgeschichte der Daphniden bringt zunächst eine Beschreibung der echten Haftorgane von *Sida*, sodann einen Hinweis auf eine frühere Arbeit von RATHKE, der an Embryonen von *Asellus aquaticus* ein nur vorübergehend ausgebildetes, aber sehr auffälliges Organ am Hinterende des Kopfes entdeckt und als Kieme gedeutet hat. Außerdem führt LEYDIG Jugendstadien verschiedener Phyllopoden an, die ebenfalls durch den Besitz von Haftorganen ausgezeichnet sind, wie *Daphnia pulex*, *D. longispina* und *Limnadia*. LEREBOULLET (1866), der die Entwicklung von *Limnadia* studiert hat, bemerkt über den Nauplius: »... Aucune trace de carapace ne se voit sur le dos. Le cephalothorax est recouvert par un disque corné, ovalaire, qui lui forme une sorte de bouclier, dont les bords assez nettement limités en avant et sur les cotés, se confondent en arrière avec le tégument général.« Über das Nackenschild des erwachsenen Tieres sagt derselbe Autor: »... L'appendice pyriforme, qui surmonte le front chez l'adulte n'éxiste pas encore dans la Limnadie, dont la carapace n'est pas achevée. Il se forme peu à peu par un redressement de la partie du front, située derrière les yeux.« Die erste monographische Bearbeitung der Crustaceen von ORTHMANN in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches (1866—1879) referiert natürlich den damaligen Stand der Kenntnisse, insbesondere unter Beachtung der Arbeiten von LEYDIG, LEUTHARDT, LOVÉN, STRAUS, DÜRKHEIM. Auch ORTHMANN nimmt das Nackenschild aller erwähnten Formen wie *Evadne, Podon, Polyphemus, Simocephalus, Eurycercus* u. a. als Haftorgan in Anspruch. Im Jahre 1873 schreibt CLAUS (1873) über den Bau und die Entwicklung von *Branchipus stagnalis* und *Apus cancriformis* und findet bei der *Branchipus*-Larve das Nackenschild als eine »mit zunehmender Größe des Tieres mehr und mehr zurücktretende Platte.« Über die *Apus*-Larve sagt er: »Man erkennt in seitlicher Lage des Tieres sowie vom Rücken aus eine, die Anlage des Rückenschildes bezeichnende Abgrenzung und auf dem Integument dieses Abschnittes eine rundliche, ovale Kontur (*N*), welche eine uhrglasförmige, helle Erhebung umschreibt, das durch alle Stadien bis zur ausgebildeten Form sich erhaltende Nackenorgan.« SPANGENBERG (1875) beschreibt das Nackenorgan von *Branchipus stagnalis* als ein großes, gewölbtes Schild, das nach Behandlung mit Silbernitrat

große, äußerst regelmäßig angeordnete polygonale Zellen erkennen läßt. »Bedenkt man die schon so frühzeitig beginnende, rückgängige Entwicklung desselben und seine nur schwache Ausbildung beim erwachsenen Tier, so wird man ihm kaum eine das ganze Leben hindurch andauernde Funktion zuschreiben dürfen.« Bezüglich der physiologischen Bedeutung nimmt es SPANGENBERG am ehesten als Haftorgan in Anspruch und teilt seine Beobachtungen an lebenden Nauplien mit, an denen er ein leichtes Sichanheften beobachtet haben will. Er sagt dann weiter: »Ich glaube daher das Kopfschild für ein Haftorgan halten zu dürfen, obwohl der Bau desselben die Art seiner Tätigkeit nicht mit Bestimmtheit erkennen läßt.... Was nun die morphologische Bedeutung des Organs anbelangt, so hat DOHRN dasselbe ebenso wie die verwandten Bildungen bei *Apus*, *Limnadia* und vielen Daphniden dem *Zoëa*-Stachel der höheren Krebse verglichen.« Die ausführlichsten und noch heute in allen Zusammenfassungen auszugsweise wiedergegebenen Angaben finden wir bei CLAUS (1876) und GROBBEN (1879). CLAUS beschreibt sehr eingehend die Form, Lage und Größe des Nackenschildes bei *Podon*, *Evadne*, *Macrothrix*, *Polyphemus*, *Moina*, *Daphnia mucronata*, *D. longispina*, *D. pulex*, *Eurycercus lamellatus*, *Simocephalus* und *Pleuroxus trigonellus*. Bezüglich der Funktion äußert sich CLAUS folgendermaßen: »Das eigentümliche Haftorgan im Nacken der Daphniden, welches schon zu mancherlei Deutungen Anlaß gab, dürfte in einem gewissen Sinne in die Reihe der Absonderungsorgane zu stellen sein.« GROBBEN (1879) gibt in seiner Arbeit eine dem damaligen Stande nach wirklich erschöpfende Darstellung der Verbreitung des Nackenschildes bei Phyllopoden und anderen Crustaceen. Er betrachtet ihr weit verbreitetes Vorkommen als Anhaltspunkt dafür, die Zusammengehörigkeit der Crustaceengruppe »im Sinne der Descendenz« zu stützen. Er nimmt sie als »drüsige Absonderungsorgane« in Anspruch. In einer neuerlichen Untersuchung über die Organisation und die Entwicklung von *Branchipus stagnalis* und *Artemia salina* schreibt CLAUS (1886): »... Unter den Drüsen ist auch das von mir als Nackenschild beschriebene, vornehmlich im Larvenalter sich entwickelnde Organ anzuführen, welches der Nackendrüse von *Estheria*, *Limnadia* und der Cladoceren homolog, bei zunehmender Körpergröße des Tieres mehr und mehr zurücktritt.« Erwähnenswert scheint mir weiter die Arbeit von JAWOROWSKI (1894), der verschiedene von den bisherigen Ansichten abweichende Meinungen zur Diskussion stellt. Bei ihm tritt besonders kraß die völlig unberechtigte Gleichsetzung der verschiedensten Organe hervor. Ich möchte hier nur folgende Stelle wörtlich zitieren:

»Das unpaare Rückenorgan ist unter dem Namen Schalendrüse bei den Mollusken, Rotatorien, Bryozoen, Anneliden und Athropoden bekannt, war und bleibt von hoher monumentaler Bedeutung, es wird noch immer den phylogenetischen Schlüssel zur Ermittlung des gemeinsamen Stammes aller dieser Tiere bilden.« Die Arbeit von NUSBAUM und SCHREIBER (1898) kommt für meine vorwiegend physiologisch und histologisch orientierte Studie nicht in Betracht, da die genannte Studie wesentlich vom Gesichtspunkte der Embryologie und der ontogenetischen Entwicklung der Isopoden unternommen wurde. ZOGRAF (1903) färbte Nauplien von *Artemia salina* mit den Methoden von GOLGI und RAMON Y CAJAL und fand, daß sich besonders der Rand des Nackenschildes intensiv schwärzte. Er sagt dazu: »Maintenant nous trouvons chez les Phyllopodes, groupe des Crustacées les plus inférieurs, le même anneau de cellules à réaction nerveuse.« Ein Jahr später erwähnt ZOGRAF in seiner Arbeit »Das unpaare Auge usw.« an verschiedenen Stellen das Nackenschild, ohne jedoch etwas wesentlich Neues hinzuzufügen. Ausführlich äußert sich NOWIKOFF (1905) in seiner gründlichen Untersuchung über den Bau von *Limnadia lenticularis.* Er gibt eine genaue Darstellung des Baues und der Details des Scheitelsinnesorgans von *Limnadia* und gelangt auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Schluß: »daß das Scheitelsinnesorgan der *Limnadia* ein Sinnes-, und zwar aller Wahrscheinlichkeit nach ein Tastorgan ist«. Was KLOTZSCHE (1913) unter dem Ausdruck Nackensinnesorgane zusammenfaßt, bezieht sich, wie aus seinen Fig. 17, 18, 19 und 20 ersichtlich ist, auf die sonst als laterale Frontalorgane bezeichneten Organe. Über das eigentliche Nackenschild und seine Bedeutung ist dieser Autor offensichtlich ganz im Unklaren geblieben. Im Handbuch der vergleichenden Morphologie von LANG führt GIESBRECHT (1921) über das Nackenschild von *Limnadia* unter anderem folgendes an: »Dieses Organ entwickelt sich erst in späteren Stadien und hat weder mit dem (drüsigen) Nackenorgan der Larve von *Estheria* und Cladoceren, noch mit den Frontalorganen etwas zu tun.« Und weiter über das Nackenschild der Cladoceren: »Sehr viele Cladoceren haben in der Dorsalwand des Kopfes in verschiedener Höhe zu einem scheibenförmigen Organ gruppierte Drüsen, mit deren klebrigem Secret sie sich an Gegenstände anheften.« In der Zusammenfassung von STORCH (1925) heißt es: »Im Kopfe der Cladoceren findet sich ein vom Vorderhirn innervierter und zusammengehöriger Sinnesorgankomplex, ventrales Frontalorgan, Nackensinnesorgan (laterales Frontalorgan) und Medianauge, die wohl die letzten Reste eines uralten, schon vor der Ausbildung des Komplexauges vorhandenen Or-

gankomplexes darstellen, von denen das Medianauge noch von einiger Bedeutung zu sein scheint, während die Frontalorgane eine sehr starke Verkümmerung aufweisen. Sie alle werden gewöhnlich als mehr oder weniger reduzierte Augen aufgefaßt. Frontalorgan und Nackensinnesorgan sind stets pigmentfrei.« Von den in letzter Zeit erschienenen Abhandlungen über Crustaceen erwähne ich gleich noch die Arbeit von SEIFERT (1930), der über das Nackenschild von *Apus cancriformis* folgendes mitteilt: »Hinter den Facettenaugen, in der Medianlinie des Kopfes, liegt eine eigenartige Bildung, die früher für das unpaare Auge gehalten wurde. Es ist eine Erhebung in Gestalt eines abgestuften, flachen Kegels. Die kreisförmige Fläche erscheint dunkelgrün gefärbt und läßt eine tiefbraune schattenartige Figur von der Gestalt eines Kreuzes erkennen; allerdings nur am lebenden Tier. Welche Bedeutung dieser Bildung zukommt, ist bis heute noch nicht geklärt. Sicherlich können wir sie dem Nackenorgan der Cladoceren homolog setzen, wenn sie auch kaum jemals dessen Funktion erfüllen dürfte. Auch das histologische Bild bietet keine Anhaltspunkte; nervöse Elemente haben sich bisher nicht nachweisen lassen. Tiere, denen ich das »Organ« mittels einer glühenden Nadel zerstörte, zeigten nach kurzer Zeit wieder ein durchaus normales Verhalten.«

Während nun die bisher genannten Arbeiten dieses Organ vom rein morphologischen Standpunkt aus behandelten, ist von GICKLHORN und KELLER im Jahre 1925 in zwei Arbeiten auch die Frage der physiologischen Bedeutung konkreter behandelt worden. Es war den beiden Autoren gelegentlich der vitalen Färbung der Kiemensäckchen von *Daphnia* aufgefallen, daß bloß erwachsene Tiere eine reine Elektivfärbung der Kiemen ergaben. In den Jugendstadien konnte die Mitfärbung des bei *Daphnia* während der Entwicklung rückgebildeten Nackenschildes nicht vermieden werden, wobei außerdem die Resultate unverständliche Schwankungen aufwiesen. Da nach den wohl allgemein angenommenen Anschauungen das Nackenschild als Drüse mit irgendeiner bestimmten Funktion galt, wurden von GICKLHORN und KELLER zunächst alle Farbstoffe bzw. Farbstoffkombinationen geprüft, welche für Zellkomplexe mit sichergestellter Drüsenfunktion — also etwa Maxillardrüsen oder Cölomsäckchen — elektive Vitalfärbungen ergeben hatten. Das Resultat war derart, daß die Autoren die Deutung des Nackenschildes als Drüse ablehnen mußten. In ausgedehnten Versuchsreihen wurde aber gezeigt, daß die elektive Färbung der Kiemen und des Nackenschildes eine auffallende Gesetzmäßigkeit erkennen läßt, wenn man das Alter der Versuchstiere genauer beachtet. Im einzelnen zeigte sich:

a) »Elektivfärbung des Haftorgans (. . .) gelingt nur in den jüngsten Entwicklungsstadien.

b) Elektivfärbung der Kiemen (. . .) weisen nur ältere Tiere auf, auch wenn sie das Nackenorgan noch in deutlicher Ausbildung oder erheblichen Resten besitzen.

o) Gleichzeitige Färbung beider Organe (. . .) mit den gleichen Methoden zeigen jugendliche Daphnien in der ersten Wachstumsperiode. (. . .) Beide Organe sind dann aber elektiv vital gegenüber allen übrigen Organen gefärbt, doch nicht gleich stark. In dem Maße, als die Intensität der Kiemenfärbung bei verschieden alten Tieren in bestimmter Lösung und bestimmter Zeit an Intensität zunimmt, in annähernd gleichem Maße nimmt die Vitalfärbung des Nackenorgans ab.

d) Tiere im Brutraum zeigen, wenn sie überhaupt ansprechen, stets nur merkbare Färbung des Nackenorgans, mit Neutralrot im günstigsten Fall und längerer Versuchsdauer ganz wenige Granula in den Kiemen.«

Aus diesen Befunden folgern nun Gicklhorn und Keller, daß die vitale Färbung dafür spricht, daß das Nackenschild nicht als Drüse, sondern als vikariierende Kieme funktioniert und in der individuellen Entwicklung von *Daphnia* nur vorübergehend besteht. Diese Deutung findet eine beweiskräftige Stütze vor allem in den Befunden, nach denen das Kopfschild von *Polyphemus*, *Bythotrephes* und *Leptodora* sich genau so verhält. Bei den genannten Phyllopoden, welche überhaupt keine als Kiemen modifizierte Epipoditen aufweisen, bleibt das Nackenschild als funktionierendes Respirationsepithel sonach dauernd erhalten. Ohne auf Einzelheiten der Arbeiten von Gicklhorn und Keller einzugehen, möchte ich hier nur noch hervorheben, daß durch die angewendeten Elektivfärbungen es auch ermöglicht wurde, die sicher als Haftorgane funktionierenden Zellkomplexe, wie sie z. B. bei *Sida* vorkommen, vom typischen Nackenschild zu unterscheiden. Die Meinung von Gicklhorn und Keller über eine respiratorische[1] Bedeutung des Nackenschildes wird auch in der jüngsten Zusammenfassung über den Gegenstand anerkannt, und Wagler bespricht das Vorkommen, den Bau und die Funktion des Nackenschildes unter Kapitel »Atmungsorgane« und nicht Drüsen.

Meine eigenen Untersuchungen knüpfen an diese Studien von Gicklhorn und Keller an, wobei ich mich auch der gleichen Methoden und Farbstoffe bediente.

[1] Vgl. Kap. VII. über den Begriff »Atmungsorgan« und »respiratorisches« Epithel.

III. Methodik und Technik.

Zur Orientierung sei nur kurz folgendes erwähnt: Für die Wahl der Farbstoffe war natürlich in erster Linie das beabsichtigte Resultat ausschlaggebend. Der Natur der Organe als Atmungsorgane entsprechend, kamen für mich Farbstoffe in Frage, die den Nachweis von Respirationsepithelien sowie auch deren weitere Differenzierung ermöglichen, also Farbstoffe, die entweder die Orte der oxydativen oder der reduktiven Phase des ganzen Respirationsprozesses der betreffenden Organe klar und überzeugend zur Darstellung bringen. Demnach wurden zwei Hauptgruppen von Farbstoffen verwendet, und zwar:

1. Farbstoffe zum Nachweis der Reduktionsorte,
2. Farbstoffe zum Nachweis der Oxydationsorte.

Der Nachweis der Reduktionsorte gelingt sehr leicht und ist ohne besondere Vorsichtsmaßregeln durchzuführen. Als hierfür sehr geeignet erwiesen sich die Farbstoffe: Methylenblau medicinale Höchst, Methylenblau rect. n. Ehrlich, Methylenblau polychrom n. Unna, Methylenblau chem. rein, Methylenblau-Base, Azur I, Azur II, Vitalblau, Toluidinblau, Brillantcresylblau, Nilblausulfat, Janusgrün, Methylenviolett.

Von jedem dieser Farbstoffe wurde, je nach Empfindlichkeit des Versuchstieres, eine 0,1‰—0,5‰ starke[1] wäßrige Lösung frisch hergestellt und nach einer etwaigen leichten Alkalisierung mit einer aus frisch gebranntem Marmor hergestellten Kalkmilch in breite, 50—60 ccm fassende Kristallisierschalen aufgestellt. Die ausgesuchten, möglichst frisch eingefangenen und daher lebenskräftigen Tiere werden mit einer breitmündigen Pipette in die Farbstofflösung übertragen. Nach einer ungefähr 5 Minuten langen Einwirkung (bei *Leptodora* und anderen Formen sogar schon bedeutend früher) überzeugt man sich vom Stande der Färbung und kontrolliert nun fortlaufend den Fortgang derselben, bis der gewünschte Grad der Intensität erreicht ist. Sodann wäscht man die Objekte im frischen Wasser aus und beobachtet sie mit schwacher oder mittelstarker Vergrößerung am vorteilhaftesten ohne ein Deckglas aufzulegen.

Da ich gleich anfangs in meinen eigenen Versuchen ebenfalls den Eindruck gewinnen mußte, daß in den eigentlichen Atmungsorganen die Reduktionsorte und Reduktionsfähigkeiten gegenüber den Oxydationsorten sehr auffällig überwiegen, waren für vorliegende Untersuchungen auch die Methoden des Nachweises der Reduktionsorte mit Schwermetallsalzen von ganz besonderer Wichtigkeit. Am geeignetsten waren eine rosarote frisch hergestellte Lösung von Kaliumpermanganat und eine 1%ige Lösung von Silbernitrat. Die gesunden und von allen Parasiten freien Tiere zeigten nach Übertragung in Silbernitrat fast momentan und in Kaliumpermanganat nach 2—5 Minuten die Reduktionsorte der Respirationsepithelien in sehr auffälliger und zur übrigen Umgebung sehr kontrastreichen Weise (siehe Taf. 7, Abb. 1, 2, 3, 4, Taf. 8, Abb. 5, 6) gefärbt.

[1] Diese mehr allgemein gehaltenen Angaben sind begründet, und ich möchte ganz besonders darauf hinweisen, daß auch die im folgenden angeführten Daten nur zur allgemeinen Orientierung dienen können, da die ausschlaggebenden Versuchsbedingungen sowohl von der Art des untersuchten Objektes, wie auch von dessen Alter, Standort, Vorbehandlung und Vorleben ganz wesentlich abhängen und fallweise empirisch zu ermitteln sind.

Zum Nachweis der Oxydationsorte können die Leukoverbindungen aller oben angeführten Farbstoffe dienen. Als Ausgangspunkt für jede Art wurde der vorteilhafteste Farbstoff unter jenen Bedingungen angewendet, die sich schon beim Nachweis der Reduktionsorte als günstig erwiesen hatten. Die frisch hergestellte Farblösung wird in Kristallisierschalen verteilt und durch leichtes Überstäuben mit Natriumhydrosulfit $Na_2S_2O_4$ in der Kälte und ohne jeden Säurezusatz bis zur vollständigen Entfärbung reduziert. Ein kleiner Überschuß des Reduktionsmittels ist notwendig, um die Beständigkeit der Leukoverbindung für die Dauer des Versuches, das sind 5—15 Minuten, zu gewährleisten. Doch ist jeder überflüssige Überschuß von Natriumhydrosulfit zu vermeiden, da dieser einen ungünstigen Einfluß auf den Ausgang des Versuches nimmt. In die auf diese Weise hergestellte, vollkommen klare und geruchlose Lösung werden die Tiere vorsichtig übertragen und nach etwa 5—10 Minuten die noch unverändert aussehenden Tiere in sauerstoffreiches (eventuell geringer Zusatz von H_2O_2) Leitungswasser übertragen. Ganz allmählich kommt eine intensive Färbung der Oxydationsorte zum Vorschein. Auch hier ist eine Beobachtung ohne Deckglas sehr zu empfehlen.

IV. Material.

Die zur Untersuchung gelangte *Artemia salina* (L.) verdanke ich Herrn Professor Dr. C. J. Cori, der in liebenswürdigster Weise mir Salinenschlamm aus der Umgebung von Triest besorgte. Dieser Schlamm wurde mit Seewasser in breiten Schalen aufgestellt, und schon nach wenigen Tagen konnte mit den ersten Entwicklungsstadien experimentiert werden. Durch täglichen Zusatz von frischem Salinenschlamm gelang es nach einiger Zeit vollkommen gleichartiges Material aller Stadien zu erhalten.

Chirocephalus grubei (Dybowski) und *Limnadia lenticularis* (L.) fing ich im Frühjahr an verschiedenen Stellen in der Ostslovakei, und es gelang, die Tiere in vollkommen frischem Zustand zur Bearbeitung nach Prag zu bringen.

Leptodora, *Polyphemus*, *Bunops*, *Bosmina* u. a. stammen aus dem Hirschberger See und wurden dort an der staatlichen Forschungsstation für Fischzucht und Hydrobiologie (Vorstand Prof. Dr. Langhans) bearbeitet.

Die restlichen Formen wurden in den Altwässern der Moldau in der Umgebung Prags gefischt.

Um möglichst eindeutige Resultate zu erzielen, wurde immer auf ein hinreichend frisches, lebenskräftiges Material besonders geachtet. Tiere, die schon äußerlich schwächlich oder mit Parasiten behaftet waren, wurden von vornherein von weiterer Untersuchung ausgeschlossen. Bei manchen Objekten, besonders bei solchen mit stärkerer Schale, erwies es sich als vorteilhaft, eine Häutung derselben abzuwarten und den Versuch mit den frisch gehäuteten, daher relativ durchsichtigen und sauberen Tieren anzusetzen.

V. Eigene Befunde. Morphologisches.

Meine eigenen Untersuchungen begann ich an *Artemia salina* (L.), die es gestattet, in einer viel einfacheren Weise, als es seinerzeit Gicklhorn und Keller an *Daphnia magna* demonstriert hatten, die Be-

ziehungen zwischen Kiemen und Nackenschild aufzuzeigen. Während nämlich die genannten Autoren die Embryonen aus dem Brutraum von *Daphnia magna* entfernten und weiter züchteten, hatte ich für meine Untersuchungen schon ein Material zur Verfügung, in dem sämtliche Entwicklungsstadien vom Nauplius bis zum erwachsenen Tier vorhanden waren. Eine gelungene Elektivfärbung zeigt nun folgendes: Beim Nauplius im jüngsten Entwicklungsstadium färbt sich ausschließlich das Nackenschild, das als ein kreisrunder, scharf begrenzter Zellkomplex in der Kopfregion liegt. Vorgeschrittene Naupliusstadien (Abb. 2, Taf. 7) zeigen die gleichen Verhältnisse, wobei aber auffällt, daß sowohl die Geschwindigkeit als auch die Intensität der Elektivfärbung gegenüber dem jüngsten Stadium zugenommen haben. In einem nächsten Entwicklungsstadium sehen wir bereits, daß die ersten zwei Beinpaare mit wohl ausgebildeten Kiemen versehen sind, welche sich sehr deutlich durch die Färbung zusammen mit dem Nackenschild gegenüber dem farblosen übrigen Körper des Tieres abheben lassen. Untersucht man nun jenes Entwicklungsstadium, das man bereits als heranwachsendes Tier bezeichnen kann, in bezug auf die Färbung von Kiemen und Nackenschild, so fällt auf, daß die Intensität der Kiemenfärbung immer mehr zunimmt, während die Mitfärbung des Nackenschildes im Vergleich mit den ersten Entwicklungsstadien bedeutend zurückgegangen ist. Besonders von jenem Stadium an, in welchem bereits sechs Kiemen ausgebildet sind, ist das Nachlassen der Mitfärbung des Nackenschildes auffallend (vgl. Abb. 3, 4, Taf. 7). Das erwachsene Tier, das zehn Kiemen besitzt, zeigte niemals mehr eine Mitfärbung des Nackenschildes, während die Färbung der Kiemen einen ganz erstaunlichen Grad erreicht hatte. In diesem Stadium ist das Nackenschild eben vollkommen rückgebildet.

Wenn man diese Bilder vergleichend nebeneinander hält, so ist die Meinung, daß es sich beim Nackenschild um ein respiratorisches Epithel und nicht um eine Drüse handelt, wohl die wahrscheinlichste und einfachste Annahme, um über die Funktion dieses Zellkomplexes überhaupt eine Aussage zu machen. Mit dieser Deutung steht auch der Bau des Nackenschildes durchaus im Einklang, denn dieses Epithel ist von einer außerordentlich zarten Cuticula bedeckt, von der wir vermuten dürfen, daß sie für gelöste Gase besonders leicht in beiden Richtungen durchlässig ist. Die exponierte Lage des Nackenschildes kann man ebenfalls als einen Beweisgrund für die in Rede stehende Funktion annehmen. Dazu kommt, daß namentlich in einem gewissen Entwicklungsstadium auch an diesem Objekt dieselbe Differenzierung

in »Netzmaschen« und »Netzlücken« zu beobachten ist, wie sie von GICKLHORN und KELLER als typisch für *Daphnia magna*, und zwar sowohl für die Kiemensäckchen als auch für das Nackenschild, beschrieben wurden. — Es ist auch ökologisch verständlich, wenn dieses Organ beim erwachsenen Tiere vollständig verschwindet, denn *Artemia salina* schwimmt in Rückenlage meist knapp über dem Schlamm dahin, wobei sie, wie ich wiederholt beobachtet habe, mit dem Kopf den locker sitzenden Schlamm aufwühlt und so dem Filterapparat der Beinpaare zugänglich macht. In diesem Stadium ist die Stelle des Nackenschildes mit einer stärkeren Cuticula versehen (vielleicht in Anpassung an diese Lebensweise), da sonst ein respiratorisches Epithel an einer derart mechanisch beanspruchten Stelle des Kopfes kaum störungsfrei funktionieren könnte. Ferner ist mir bei meinen Beobachtungen aufgefallen, daß beim Heranwachsen der Nauplien das zur Körperdimension anfangs relativ große Kopfschild im Wachstum zurückbleibt, so daß die vorgeschrittenen Stadien ein (relativ) kleineres Kopfschild aufweisen.

Nach Kenntnis der Beziehungen zwischen Nackenschild und Kiemen bei *Artemia salina* lag es nahe, auch einen Vertreter der Branchiopoden zu prüfen, bei welchem das Nackenschild im Laufe der ontogenetischen Entwicklung nicht rückgebildet wird. Ein typisches Beispiel unserer Binnengewässer ist bekanntlich *Branchipus* und *Chirocephalus*, wobei mir für die Untersuchung *Chirocephalus grubei* (DYBOWSKI) zur Verfügung stand. Die Versuche fielen ganz nach Erwartung aus, denn dieselben Farbstofflösungen, mit denen Elektivfärbungen von Kiemen und Nackenschild bei *Artemia* erreicht werden können, färben bei *Chirocephalus* das in der Kopfregion gelegene, oval begrenzte Organ außerordentlich intensiv (vgl. Taf. 8, Abb. 6, 7, 8). An den gefärbten Tieren ist die trichterförmige Einbuchtung in der Mitte des Nackenschildes überaus deutlich zu sehen, und die Abgrenzung des ganzen Zellkomplexes gegen die angrenzenden Partien ist immer sehr distinkt. Aus diesen Versuchen ergibt sich also, daß das relativ noch in beträchtlichem Ausmaß auch beim erwachsenen Tier erhalten gebliebene Nackenschild noch funktionstüchtig ist. An den vital gefärbten Tieren treten außerdem die breiten, blattförmigen Kiemenanhänge ähnlich wie bei *Artemia* sehr deutlich hervor. Nachdem *Chirocephalus grubei* in meinen Versuchen nur als eine Stichprobe für Vertreter der ganzen Gruppe gelten soll, kann erwartet werden, daß an *Branchipus*, *Apus* und *Lepidurus* dieselbe Färbung zu erreichen sein wird, wenn ein Beobachter genügend Untersuchungsmaterial zur Verfügung hat. Nachdem, was aus der Literatur (vgl. CLAUS 1873, Taf. V,

Fig. 16; Taf. VI, Fig. 1B, 2B) über die embryonale Entwicklung von *Apus* und *Branchipus* zu ersehen ist, ist auch zu erwarten, daß insbesondere Färbungen an den Embryonen sehr deutliche Resultate ergeben werden, da gerade an diesen Formen das Nackenschild relativ sehr groß ist (vgl. Abb. 1a—c). Ich hatte leider bisher keine Gelegenheit, mir geeignetes Untersuchungsmaterial, insbesondere die Jugendstadien dieser Formen, zu verschaffen. Für diese Erwartung spricht vor allem das Ergebnis jener Versuche, die ich an *Limnadia lenticularis* (L.) anstellen konnte. Auch hier hoffte ich, daß das schon von den frühesten Beobachtern bekannte und von Lereboullet und Nowikoff näher studierte Organ, das »Scheitelsinnesorgan«, sich elektiv wird färben lassen. Das Ergebnis der Versuche ist aus Abb. 10, 11, Taf. 9 ersichtlich und bedarf wohl keiner näheren Beschreibung. Die Verhältnisse sind an diesem Objekt insofern besonders eigenartig, weil das Nackenschild hier gestielt vom Kopfe absteht und die flache Kuppe von den benachbarten Zellen wohl unterschieden ist. Die gleichsinnige und gleichzeitige Färbung der Kiemen und dieses Epithelbezirkes bei *Limnadia* halte ich allein schon für einen ausreichenden Grund, das bisherige »Scheitelsinnesorgan« als Atmungsorgan in Anspruch nehmen zu können.

Die vitale Färbung gestattet, für *Limnadia* auch die wichtigsten Anhaltspunkte bezüglich der Entwicklung dieses Organs zu gewinnen (vgl. Abb. 2a—e). Da es mir gelang, aus Eiern von *Limnadia lenticularis* Mitte Januar dieses Jahres Nauplien heranzuziehen und der elektiven Färbung zu unterwerfen, bin ich in der Lage, lückenlos die Ausbildung dieses Organs im Laufe der Entwicklung des Tieres aufzuweisen. Die jüngsten Naupliusstadien haben, wie schon die Fig. 1, 2, Taf. XII in Lereboullet zeigen, bereits ein kräftig ausgebildetes Nackenschild, das bis zum Entstehen der Kiemen auch hier das einzige Respirationsepithel ist (vgl. Taf. 9, Abb. 9). Mit dem Heranwachsen des Tieres und der Verschiebung der relativen Größenverhältnisse der Körperteile untereinander, sehen wir an diesem Nackenschild etwa vom Stadium der Ausbildung der Schalenklappen an eine auffallende Änderung. In jenem Stadium, in welchem nur die ersten drei Kiemenpaare ausgebildet sind, liegt das Nackenschild noch vollkommen frei im Kopfteil und ist als ein leicht vorgewölbter Buckel sofort kenntlich. In jenem Stadium, in welchem acht bis zehn Kiemenpaare ausgebildet sind, ist das ganze Tier schon von den Schalenklappen eingeschlossen, jedoch derart, daß der Kopf noch am äußersten Rande der Schalenklappen liegt. Das Nackenschild erscheint in dieser Entwicklungsphase als ein

schon beträchtlich weit vorgewölbter Buckel, unmittelbar hinter dem Auge. Durch das weitere Heranwachsen der Schalenklappen verschiebt

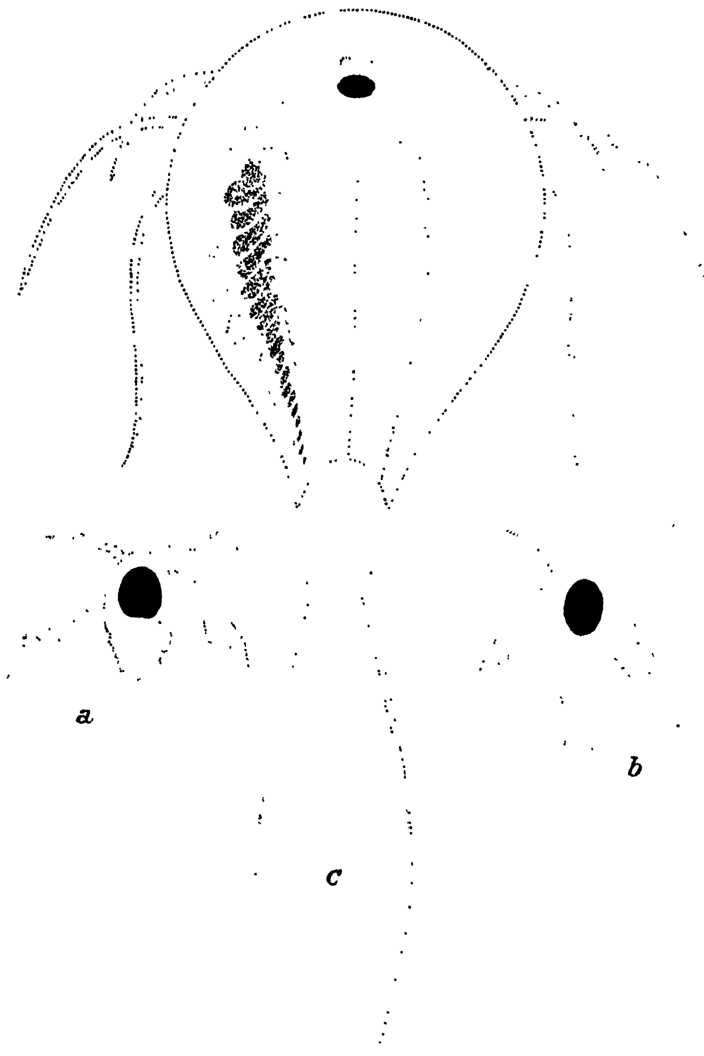


Abb 1[1]. *Apus cancriformis* (BOSE). Figuren schematisch und etwas verandert nach CLAUS (1878), ORTHMANN (1866–79), WAGLER (1927). a Nauplius, dorsal, b älteres Entwicklungsstadium, dorsal, c erwachsenes Tier, dorsal.

[1] In sämtlichen schematischen Abbildungen sind die Respirationsepithelien schwarz ausgefüllt.

sich die Körperkontur im Vergleich zu den früheren Stadien derart, daß diese buckelartige Vorwölbung schließlich beim erwachsenen Tier in Form eines Stieles ausgebildet erscheint. Die flache Kuppe dieses gestielten Nackenschildes ist sonach das während der ganzen Entwicklungsdauer eines Individuums erhalten gebliebene Nackenschild des Nauplius, das natürlich jetzt zur Körpergröße des Tieres relativ klein erscheint. Der Stiel selbst ist dann nichts weiter als eine Vorstülpung des Körperepithels des heranwachsenden Tieres.

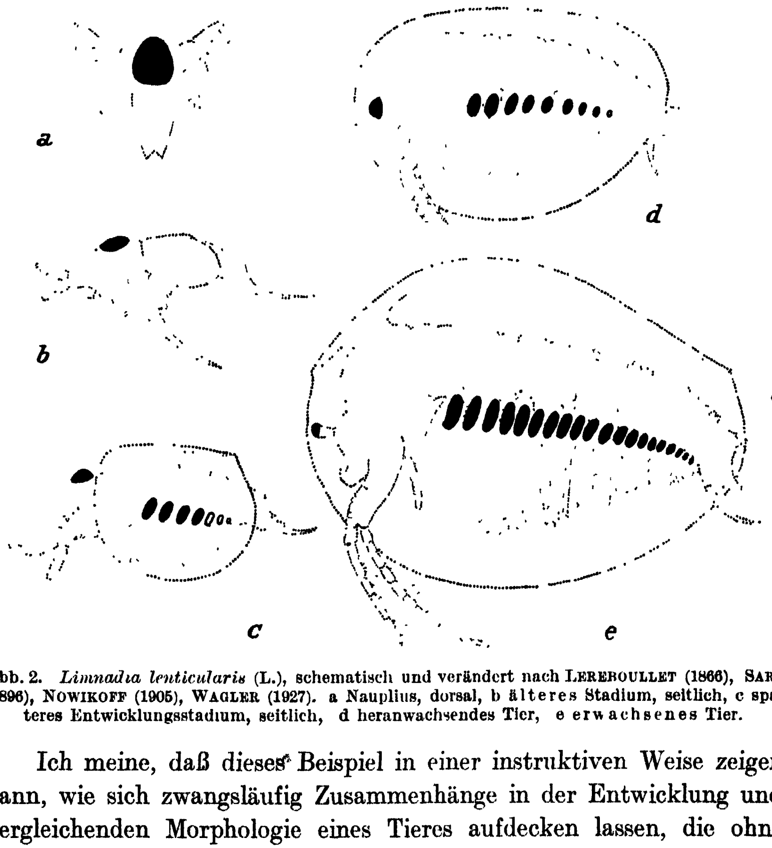


Abb. 2. *Limnadia lenticularis* (L.), schematisch und verändert nach LEREBOULLET (1866), SARS (1896), NOWIKOFF (1905), WAGLER (1927). a Nauplius, dorsal, b älteres Stadium, seitlich, c späteres Entwicklungsstadium, seitlich, d heranwachsendes Tier, e erwachsenes Tier.

Ich meine, daß dieses Beispiel in einer instruktiven Weise zeigen kann, wie sich zwangsläufig Zusammenhänge in der Entwicklung und vergleichenden Morphologie eines Tieres aufdecken lassen, die ohne Anwendung der Methoden vitaler Färbung den früheren Untersuchern einfach entgehen mußten.

Zu den Cladoceren übergehend, möchte ich zunächst bemerken, daß mir für die Untersuchungen ein sehr artenreiches Material zur Verfügung stand, welches die Korrelation zwischen Kiemen und Nackenschild besonders eindringlich zum Ausdruck bringt.

Für *Sida cristallina* (O. F. Müller) ergibt sich dann folgendes: Diese Form ist bekanntlich dadurch ausgezeichnet, daß sie einen kräftig ausgebildeten Haftapparat hat, dessen Bau und Funktionsweise Leydig und insbesondere Claus aufgeklärt haben. Beim erwachsenen Tier besteht dieses Haftorgan, das an jener Stelle liegt, wo wir bei anderen Formen ein ausgesprochenes Nackenschild vorfinden, aus einigen Teilen, und zwar aus einem unpaaren, vorderen, hufeisenförmigen Chitinwulst und aus einem paarigen rückwärtigen Anteil. Wendet man auf das erwachsene Tier die auf Elektivfärbung der Kiemensäckchen abgestuften Farblösungen an, so beobachtet man beim erwachsenen Tier niemals eine merkbare Mitfärbung dieses Organs, selbst wenn die Kiemen schon außerordentlich kräftig gefärbt sind. Anders liegen die Verhältnisse

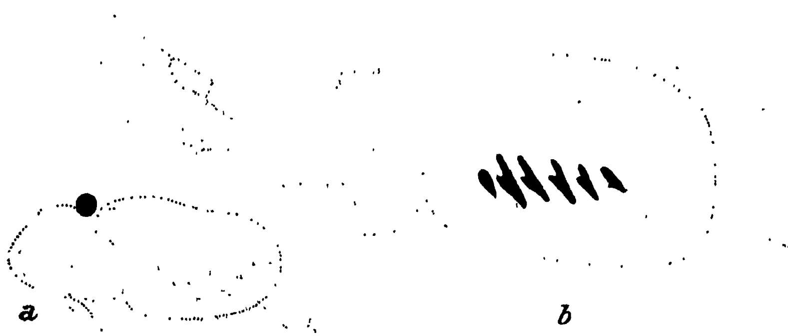


Abb. 3. *Sida cristallina* (O. F. Müller). a Embryo, b erwachsenes Tier.

beim Embryo (vgl. Abb. 15, 16, Taf. 10), der noch keine Kiemensäckchen ausgebildet hat. In diesem Falle erhält man eine sehr kräftige Tinktion des unpaaren Nackenschildes. Es ist von elliptischer Form und liegt genau in der Mitte zwischen der Anlage des unpaaren, hufeisenförmigen vorderen und den paarigen hinteren echten Haftorganen (vgl. Abb. 3). Im Laufe der Entwicklung wird dieses primäre Nackenschild immer mehr eingeschmolzen, während das echte Haftorgan immer kräftiger sich entwickelt. Am geschlüpften Tier ist nichts mehr vom Nackenschild nachzuweisen.

Bei *Holopedium gibberum* (Zaddach) konnte ich folgendes beobachten: Zunächst ist auffallend, daß bei den Embryonen die Verschleimung bestimmter Schalenpartien mit außerordentlicher Deutlichkeit in den verschiedenen Stadien verfolgt werden kann (vgl. Abb. 13, Taf. 10). Bei Embryonen findet man das kuppenförmig vorgewölbte Nackenschild in kräftiger Ausbildung und in lebhafter Funktion (vgl. Abb. 4a

bis c). In dem Maße aber, wie die Verschleimung fortschreitet, wird auch die Kopfpartie von einem kräftigen Schleimmantel überwölbt, so

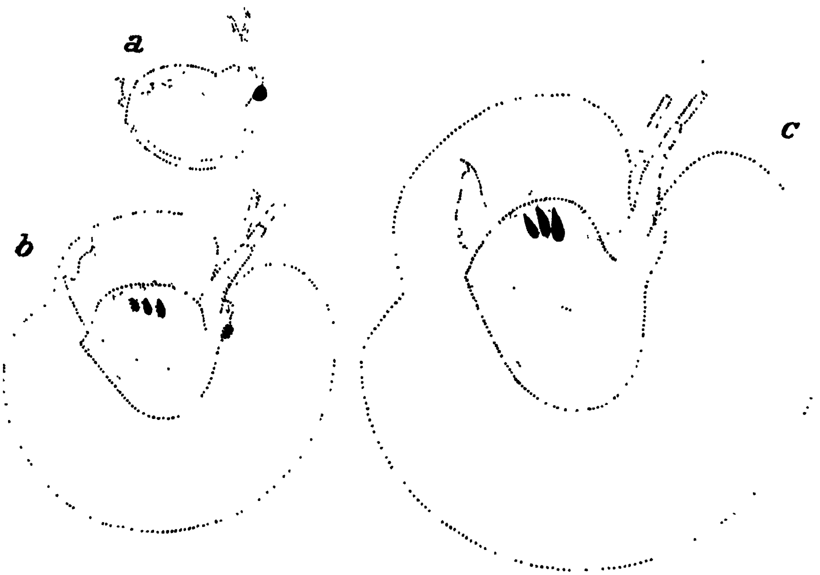


Abb. 4. *Holopedium gibberum* (ZADDACH). a Embryo, b heranwachsendes Tier, c erwachsenes Tier.

daß das Nackenschild unter diese abdichtende und vom Außenmedium isolierende Schichte gelangt (vgl. Abb. 14, Taf. 10). Es ist einleuchtend,

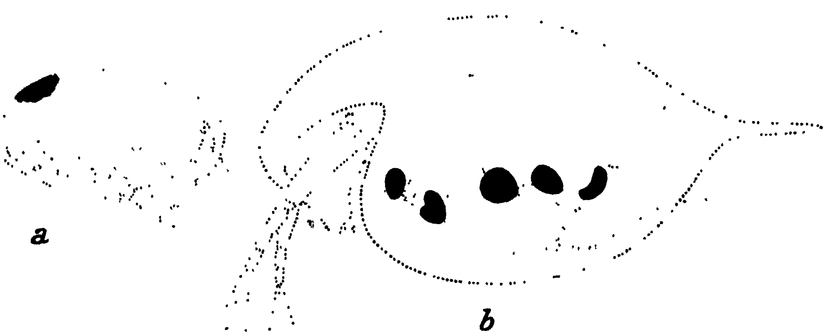


Abb. 5. *Daphnia pulex* (DE GEER). a Embryo, b erwachsenes Tier.

daß unter diesen Bedingungen die Voraussetzung für eine ausgiebige Funktion des Nackenschildes dann nicht mehr besteht, und als Folge davon sehen wir auch eine zunehmende körnelige Degeneration des

Nackenschildes (vgl. Abb. 4b). Am erwachsenen Tier sind auch nicht einmal mehr Rudimente des Nackenschildes nachzuweisen.

Bei den Daphniden sind die Korrelationen zwischen Kiemensäckchen und Nackenschild bereits von Gicklhorn und Keller aufgeklärt

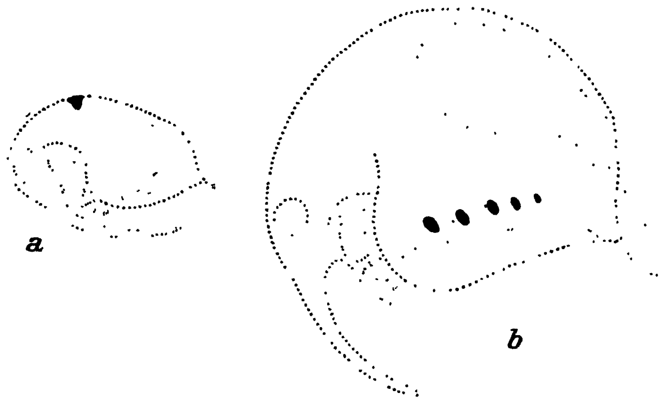


Abb. 6. *Bosmina longirostris* (O. F. Müller). a Embryo, b erwachsenes Tier.

und in der Literaturübersicht auch die wichtigsten Ergebnisse angeführt worden. In Ergänzung zu den Angaben und Bildern der angeführten Studie verweise ich nur auf Abb. 17, Taf. 10, welche das elektiv gefärbte Nackenschild einer *Daphnia pulex* (de Geer) zeigt (vgl. auch Abb. 5).

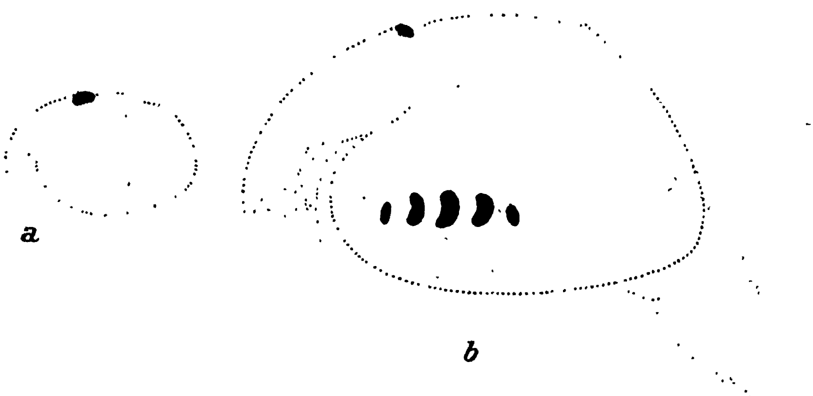


Abb. 7. *Eurycercus lamellatus* (O. F. Müller). a Embryo, b erwachsenes Tier.

Ähnlich wie bei den Daphniden liegen die Verhältnisse bei *Bosmina longirostris* (O. F. Müller), welche ebenfalls bloß im Embryonalzustand ein Nackenschild aufweist. Dieses ist aber auffallend klein, was vermutlich mit der relativ sehr geringen Größe dieser typischen Planktonformen zusammenhängt (vgl. Abb. 18, Taf. 11 und Abb. 6).

Eine Ausnahmestellung unter den bisher genannten Formen der Cladoceren nimmt *Eurycercus lamellatus* (O. F. MÜLLER) ein, der gleichzeitig einen Übergangstypus darstellt. Wir finden hier am Embryo ein deutlich ausgebildetes und sich intensiv färbendes (vgl. Abb. 20, 21,

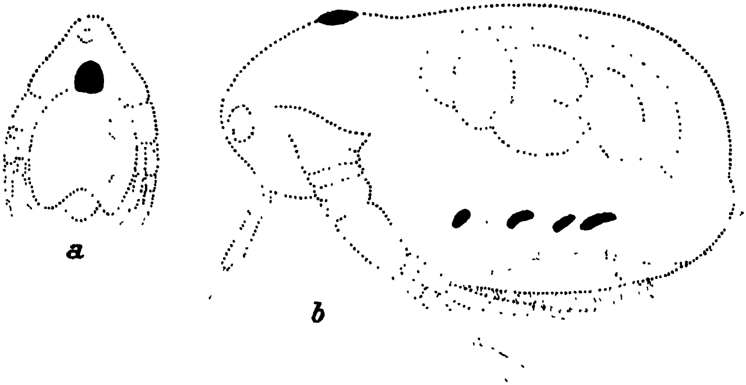


Abb. 8. *Lathonura rectirostris* (O. F. MÜLLER). a Embryo, b erwachsenes Tier.

Taf. 11) Nackenschild, das aber auch beim erwachsenen Tier nie gänzlich rückgebildet wird (vgl. Abb. 21, Taf. 11 und Abb. 7). Über den Zusammenhang dieser Befunde mit der Lebensweise von *Eurycercus* verweise ich auf das folgende Kapitel meiner Ausführungen.

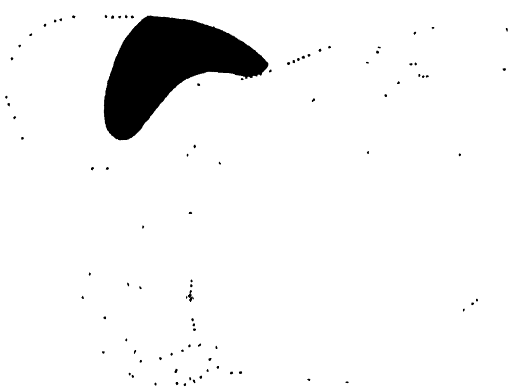


Abb. 9. *Polyphemus pediculus* (LINNÉ), erwachsenes Tier.

Mit *Lathonura rectirostris* (O. F. MÜLLER) als einem typischen Vertreter der Macrothriciden sehen wir in der Korrelation zwischen Kiemensäckchen und Nackenschild eine bemerkenswerte Änderung. Bei diesen Formen bleibt das Nackenschild in einer relativ beträchtlichen Aus-

bildung und intensiven Funktion dauernd erhalten (vgl. Abb. 19, Taf. 11, erwachsenes Tier!). Man hat also hier bei Elektivfärbungen der Kiemensäckchen stets eine Mitfärbung des Nackenschildes (vgl. Abb. 8).

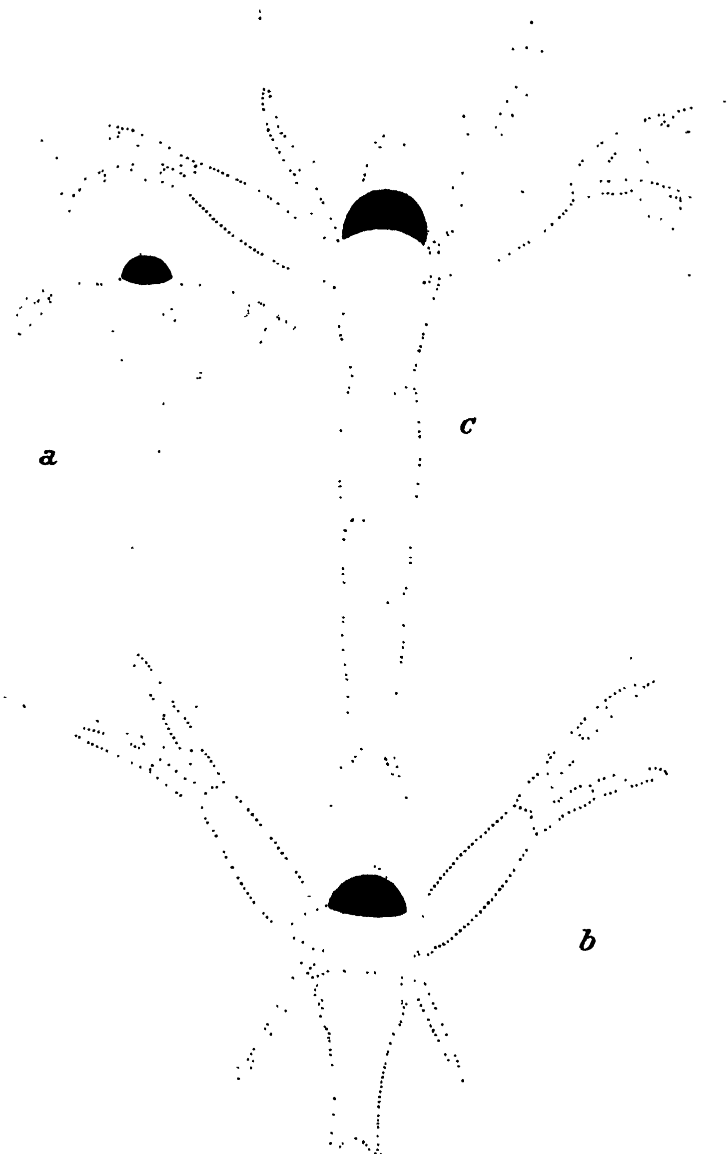


Abb. 10. *Leptodora kindtii* (FOCKE). a Embryo, dorsal, b Nauplius, dorsal, c erwachsenes Tier, dorsal.

Mit *Eurycercus* und *Lathonura* haben wir gewissermaßen den Wendepunkt in einer Entwicklungsreihe, welche bei den Onychopoden ihren Extremfall erreicht. Wir sehen nämlich eine zunehmende Persistenz und Inanspruchnahme des Nackenschildes als Respirationsepithel, welche schließlich so weit geht, daß bloß mehr das Nackenschild als Atmungsorgan ausgebildet wird. Bei *Polyphemus pediculus* (L.), *Leptodora Kindtii* (FOCKE) und *Bythotrephes longimanus* (LEYDIG) werden überhaupt keine Kiemensäckchen mehr ausgebildet (vgl. Abb. 22, Taf. 11). Auf sonstige Einzelheiten bei diesen Gattungen werde ich hier nicht eingehen, nachdem WEISMANN, GUTH, GICKLHORN und KELLER die in Frage kommenden Verhältnisse eingehender dargestellt haben (vgl. Abb. 9 und 10a—c).

VI. Ökologisches.

Die Meinung, daß die Kiemen und das Nackenschild respiratorische Epithelien darstellen, wobei für bestimmte Formen das Nackenschild während der individuellen Entwicklung diese Funktion nur vikariierend erfüllt, ist vorläufig durch direkte physiologische Experimente kaum zu entscheiden. Es wurde deshalb im vorangegangenen Kapitel gezeigt, wie zwanglos sich auf Grund dieser Annahme die Tatsache des Auftretens, des Rückbildens oder Erhaltenbleibens des Nackenschildes nicht nur im Laufe der ontogenetischen Entwicklung, sondern auch in bezug auf die systematische Stellung der verschiedenen Arten und Gattungen verstehen läßt. Ich halte es nun für sehr bemerkenswert, daß auch eine Betrachtung der Ergebnisse vom Standpunkt der Ökologie durchaus mit unserer Meinung übereinstimmt. Dieser Gesichtspunkt ist in keiner der bisherigen Arbeiten erwogen worden.

Wenn wir nun die geprüften Formen nach ökologischen Typen ordnen, so können wir folgende Gruppen unterscheiden:

1. Formen, welche freilebend sind, eine räuberische Lebensweise führen und vermutlich im Zusammenhang damit auch keine infolge ihrer Zartheit sehr empfindlichen Kiemen ausbilden (*Leptodora, Polyphemus, Bythotrephes*). Bei allen diesen Formen ist das sonst nur im Embryonalstadium bestehende Nackenschild vorhanden und als persistierendes Respirationsepithel geblieben. Das Nackenschild ist sonach ein konstanter und immer mächtig ausgebildeter Gewebskomplex, vom frühesten Embryonalstadium angefangen bis zum erwachsenen Tier, und ist auch bei dem aus dem Winterei geschlüpften Nauplius vorhanden.

2. Die zweite Gruppe umfaßt Formen, welche den Chydoriden und Macrothriciden angehören. Es sind typische Bodenformen,

und zwar entweder als Bewohner des Litorals oder direkt im Schlamme lebend. Ihre Lebensweise ist von FRANKE und STORCH näher untersucht worden. Ich brauche also hier nur daran zu erinnern, daß diese Formen entweder Bodenschlamm mit ihrem komplizierten Reusenapparat filtrieren oder bei mehr sessiler Lebensweise zwecks Nahrungsaufnahme mit ihren Beinpaaren Algenfäden, Lemnawurzeln und dergleichen auf aufnahmefähige Partikel abbürsten. Die Lebhaftigkeit der Bewegung der Beinpaare und damit die Ausgiebigkeit des Wasserstromes, der infolge der Beinbewegung durch die Schalenklappen durchstreicht und die Kiemen umspült, ist hier relativ gering. Dazu kommt, daß diese Bodenformen offensichtlich in einem sauerstoffärmeren Medium leben. Man kann also von vornherein erwarten, daß diese bodenbewohnenden Formen zwei Möglichkeiten haben, sich die notwendigen Mengen an gelöstem Sauerstoff zu verschaffen, und zwar bei Vergrößerung der Respirationsepithelien 1. durch relative Vergrößerung ihrer Kiemenoberflächen oder 2. durch Beibehaltung des sonst nur embryonalen Nackenschildes. Wenn man sich nun von diesem Gesichtspunkt aus die Korrelation zwischen Kiemen und Nackenschild bei den hier in Betracht kommenden Formen vor Augen hält, so ergeben sich folgende Verhältnisse:

a) *Acantholeberis curvirostris* (O. F. MÜLLER): Kiemen groß, Nackenschild fehlend.

b) *Macrothrix laticornis* (JURINE): Kiemen groß, Nackenschild sehr klein, Vitalfärbung schwach.

c) *Eurycercus lamellatus* (O. F. MÜLLER): Kiemen groß, Nackenschild sehr klein, Vitalfärbung intensiv.

d) *Bunops serricaudata* (DADAY): Kiemen vergleichsweise kleiner, Nackenschild größer, Vitalfärbung intensiv.

e) *Lathonura rectirostris* (O. F. MÜLLER): Kiemen klein, Nackenschild groß, Vitalfärbung intensiv.

Es zeigt sich also eine mit dieser speziellen Lebensweise durchaus im Einklang stehende Korrelation zwischen Kiemen und Nackenschild.

3. Die dritte Gruppe umfaßt kiementragende typische Planktonformen, welche tierische oder pflanzliche Kleinformen des Planktons mit ihrem Reusenapparat verarbeiten. Charakteristisch ist für diese Formen die ununterbrochene Beinbewegung, die einen ständigen Strom von in diesem Milieu sauerstoffreichen Wasser an den Respirationsepithelien vorbeiführt. Vertreter dieser Gruppe sind die Bosminiden und die Daphniden. Es ist meiner Meinung nach ökologisch durchaus verständlich, wenn gerade bei diesen Formen die Kiemen-

säckchen nichts auffallendes zeigen und ihr Nackenschild nur bis zu den frühesten Jugendstadien beibehalten und dann gänzlich zurückbilden, z. B. *Bosmina longirostris* (O. F. MÜLLER), *Daphnia longispina* (O. F. MÜLLER).

4. Einen vierten Typus stellt *Holopedium* dar. *Holopedium* ist eine Planktonform, charakterisiert durch eine mächtige, das ganze Tier umschließende Schleimhülle, welche bloß eine schmale Schalenklappe frei läßt. Bei dieser Form sehen wir, daß das Nackenschild in jenen Entwicklungsstadien noch sehr deutlich ausgeprägt ist und intensiv funktioniert, welche noch keine Verschleimung dieser Partie der Schale aufweisen. Sobald aber die Verschleimung auch über diese Körperregion übergreift und dadurch das Nackenschild von eigenem Außenmedium förmlich isoliert, wird dieses Organ bedeutungslos und degeneriert zusehends.

5. Ein fünfter Typus ist *Sida cristallina*, welche im erwachsenen Zustand mächtig ausgebildete Haftorgane aufweist und diese bei ihrer mehr sessilen Lebensweise auch wirklich gebraucht. Bei dieser Form ist im Embryonalstadium das Nackenschild sehr kräftig ausgebildet und intensiv funktionierend. In dem Maße aber, als der Haftapparat zur Ausbildung gelangt und somit das Nackenschild schon wegen seiner Lage von einer Funktion ausgeschlossen wäre, in gleichem Maße erfolgt auch hier eine Rückbildung des Nackenschildes. Dieser Typus ist auch deswegen bemerkenswert, weil sich gerade bei *Sida cristallina* mit Hilfe der vitalen Färbung eine klare Trennung zwischen dem Nackenschild als vikariierende Kieme und den echten Haftorganen vornehmen läßt. Letztere sprechen auf eine für Kiemensäckchen spezifische Färbung nicht an.

Nach denselben Gesichtspunkten, nach welchen im Vorangehenden die Cladoceren sich zwanglos in Übereinstimmung mit den ökologischen Faktoren anordnen lassen, können auch die speziellen Verhältnisse bei den Euphyllopoden verständlich gemacht werden.

So lebt z. B. *Branchipus* und *Chirocephalus* in Tümpeln oder Gräben, also in stagnierendem, oft verschmutztem Wasser. Bei der relativ beträchtlichen Körpergröße und der lebhaften Beweglichkeit der Tiere ist zu erwarten, daß das Respirationsepithel relativ gut entwickelt ist. Das trifft in diesem Falle auch zu. Man findet neben gut entwickelten Kiemen noch ein intensiv funktionierendes, d. h. also kräftig sich vital färbendes Nackenschild.

Wie die Verhältnisse bei *Artemia salina* liegen, wurde schon früher erwähnt. Dieser typische Salinenbewohner, der in einer besonders

deutlichen Weise das Abklingen der Funktion des Nackenschildes im Laufe der Entwicklung zeigt, holt seine Nahrung aus dem Schlamm, den diese Form in Rückenlage mit dem Kopf aufwühlt und so dem Spiel der Beinpaare zugänglich macht. Das vollkommene Verschwinden des Nackenschildes beim erwachsenen Tier ergibt sich somit als zweckmäßige Folge dieser Lebensweise, da, wie schon erwähnt, ein zarthäutiges Respirationsepithel an einer mechanisch derart beanspruchten Stelle kaum störungsfrei funktionieren könnte.

Eigenartig sind nun diese Verhältnisse bei *Limnadia lenticularis*, welche das Nackenschild als einzige Ausnahme unter allen verwandten Formen gestielt hat. Soviel aus der Literatur zu ersehen ist, ist bisher nicht einmal der Versuch unternommen worden, diese Besonderheit zu deuten, wenn man sich nicht damit begnügt, einfach die »innere Organisation des Tieres« als Erklärungsgrund anzunehmen.

Ich möchte nun folgende Überlegung zur Diskussion stellen: *Limnadia* ist neben *Apus* und *Lepidurus* eine der größten Euphyllopoden unserer Binnengewässer und schon dadurch auffallend. Die mehr oder minder zarten Schalenhälften bedecken das Tier zur Gänze und können durch Reflexe (Erschrecken) fast ganz geschlossen werden. Im geschlossenen Zustande fällt das Tier flach zu Boden, die Bewegung der Beinpaare wird vollständig sistiert und in dieser Schreckstellung kann das Tier ziemlich lange verharren. Man bemerkt aber an solchen Individuen nach einiger Zeit, daß sich die Schalenhälften an der Kopfseite wieder leicht öffnen und zwar ohne daß das Tier in diesem Zustand die rhythmisch schlagende Bewegung mit den Beinpaaren wieder aufnimmt. Bemerkenswerterweise liegt nun das gestielte Nackenschild gerade unter dem eben erwähnten Spalt, und zwar durch den Stiel bis fast an den Schalenrand herausgerückt. Man kann sich also vorstellen, daß bis zur Wiederaufnahme der Schwimmbewegung des ganzen Tieres wenigstens das gestielte Nackenschild mit dem Außenmedium in Kontakt ist und jenes daher seine Funktion als Respirationsepithel erfüllen kann. Wir sehen ebenso wie bei *Holopedium*, daß zunächst das Nackenschild vollkommen frei liegt und an das Außenmedium grenzt, daß aber mit der fortschreitenden Differenzierung immer die sehr deutliche Tendenz gewahrt bleibt, das Respirationsepithel des »Stirnzapfens« möglichst mit der Außenwelt in Kontakt zu erhalten.

Freilich bleibt bei allen diesen Überlegungen bezüglich der Euphyllopoden die Frage offen, ob außer den ökologischen Faktoren nicht auch in manchen Fällen (*Branchipus*, *Chirocephalus*!) die relativ

primitive Organisation als Grund für das Erhaltenbleiben des Nackenschildes berücksichtigt werden muß.

Zusammenfassend können wir also sagen, daß die Beachtung der ökologischen Momente in keinem Beispiel Anhaltspunkte bietet, welche von vornherein gegen die Deutung des Nackenschildes als vikariierendes bzw. erhalten gebliebenes Respirationsorgan sprechen würde. Die vorangehenden Ausführungen können vielmehr meines Erachtens nach als weitere Indizienbeweise für die Kiemenfunktion des Nackenschildes angesehen werden.

VII. Physiologisches.

Nach der Diskussion der ökologischen Verhältnisse bei Phyllopoden und Euphyllopoden in bezug auf die Korrelation zwischen Nackenschild und Kiemensäckchen liegt der Gedanke nahe, dieselbe Frage auch cytologisch und entwicklungsgeschichtlich zu behandeln. Da es mir in meinen vorangehenden Ausführungen, wie schon in der Einleitung betont, in erster Linie auf die Probleme der vitalen Färbung, auf physiologische Gesichtspunkte und auf mikroskopisch-technische Vorteile der Darstellung des Nackenschildes ankam, habe ich im Laufe meiner Untersuchungen bisher kein Material auf Grund eigener Beobachtung beisteuern können. In einer folgenden Studie, die später veröffentlicht werden soll, gedenke ich darauf zurückzukommen.

Die mannigfachen Fragen und Beziehungen, welche mit den hier mitgeteilten Beobachtungen verknüpft sind, erfordern auch eine Klärung der immer wieder benutzten Ausdrücke »Atmungsorgan«, »Respirationsepithel«, »Oxydationsorte«, »Reduktionsorte« u. a. Es darf nicht übersehen werden, daß es sich dabei um grundsätzliche Dinge handelt, denen meist nicht die notwendige Aufmerksamkeit gewidmet wird. Die Probleme, welche gerade durch die Anwendung der vitalen Färbung zwecks organspezifischer Differenzierung auftreten, lassen die Sachlage am leichtesten erkennen.

Zunächst muß ich daran erinnern, daß der Begriff »Atmung« in einem sehr vieldeutigen Sinne benützt wurde und noch immer verwendet wird (vgl. BETHE [1925], WINTERSTEIN [1921], BABÁK [1921]). Darauf hat namentlich BETHE mit besonderem Nachdruck hingewiesen. Er macht darauf aufmerksam, daß der Begriff »Atmen« vom höheren Tier hergenommen ist, in welchem Fall offensichtlich das Wesen der Atmung in der Zuführung von Sauerstoff und im Abtransport von Kohlensäure besteht. Die einzelnen chemischen Vorgänge, welche beim Atmungsprozeß sich in den Zellen abspielen, wird man also nicht weiter

zu beachten haben, wenn man mit BETHE folgende Definition annimmt: »Atmung ist die Zuführung von Sauerstoff bis zu den Stellen seiner Verwertung und die Abfuhr von Kohlensäure von den Stellen ihrer Entstehung bis zur Entfernung aus dem Gesamtorganismus. In dieser Definition ist die »Atmung« als reiner Transportvorgang aufgefaßt und in Übereinstimmung mit sehr vielen Autoren auch der neueren Zeit wieder auf ihren ursprünglichen Sinn zurückgebracht.« Mit dieser Charakteristik ist auch jene Definition unserer Respirationsorgane ermöglicht, die leicht Anschluß an morphologische Fragen findet. Man wird wieder BETHE zustimmen müssen, der folgendes sagt: »Jede für O_2 und CO_2 permeable, äußere Oberfläche muß notwendigerweise bei der äußeren Atmung eine Rolle spielen. Wie groß diese Rolle ist, wird von der Ausdehnung der Fläche im Verhältnis zur Masse des Körpers und von der Größe ihrer Permeabilität abhängig sein. Man wird hier wieder zwischen primären und sekundären respiratorischen Oberflächen unterscheiden können, je nachdem, ob es sich um äußere Grenzflächen handelt, die für andere Funktionen notwendig sind und nur nebenher auch der Atmung dienen (äußere Körperoberfläche mit allen ihren der Locomotion, der Reception von Reizen und dem Schutz dienenden Auswüchsen und Einstülpungen sowie die Oberfläche des gesamten Digestionskanals), oder ob sie nach ihrem ganzen anatomischen Bau und ihrer Funktionsweise speziell für Atmungszwecke angepaßt zu sein scheinen (Kiemen, Lungen usw.). Eine gewisse Vorsicht in der Deutung von Ausstülpungen und Einstülpungen als spezifische Respirationsapparate wird immerhin angebracht sein. Besonders bei wirbellosen Tieren (Würmer, Echinodermen) haben die Ansichten der Zoologen über manche Organe in dieser Beziehung mehrfach gewechselt.«

Es ist nun klar, daß jeder als Atmungs- oder Respirationsepithel spezialisierter Zellkomplex auch ganz bestimmte Eigenschaften aufweisen muß, die nicht immer in leicht erkennbaren morphologischen oder cytologischen Unterschieden gegenüber den benachbarten Körperzellen sich ausdrücken müssen. Diese speziellen, chemisch-physikalischen Eigenschaften der Respirationsepithelien ermöglichen es, mit bestimmten Farbstofflösungen unter bestimmten Färbebedingungen gerade diese Zellen elektiv färben zu können. Es ist meiner Meinung nach also kein gewagter Analogieschluß, wenn man alle Zellen oder Gewebe, welche in einer gleichsinnigen Weise sich unter denselben Bedingungen färben, als funktionell gleichwertig anspricht. Es muß dabei nur beachtet werden, daß man nicht bloß die Färbung allein in diesem Sinne verwendet, sondern auch alle Be-

gleitumstände mit berücksichtigen muß, um eine sichere Aussage geben zu können. In unserem speziellen Falle wird man wohl zugeben müssen, daß der Bau, die Lage, die Größe, die Feinstruktur, die vergleichend morphologische und auch ökologische Betrachtung sowie die früher beschriebenen Korrelationen zwischen Kiemen und Nackenschild eine derartige Fülle von gleichsinnigen Hinweisen ergeben, die eine andere Deutung ausschließen oder zumindest viel unwahrscheinlicher machen, als die hier vertretene Ansicht.

Man wird weiter folgendes beachten müssen: Es kann wohl als sicher gelten, daß die Cuticula der zarthäutigen Phyllopoden, wie etwa *Leptodora*, für Wasser, Salze und gelöste Gase im allgemeinen mehr oder minder leicht permeabel ist. Die vitale Färbung zeigt aber, daß es doch Stellen gibt, — das sind eben die Respirationsepithelien —, welche eine ungleich größere Wegsamkeit für gelöste Stoffe in beiden Richtungen aufweisen müssen. Bemerkenswert ist auch die Konstanz der Differenzierung der Zellen von Kiemensäckchen und Nackenschild im Sinne einer Netzstruktur, wie sie GICKLHORN und KELLER bezeichnet haben. Wenn man leicht reduzierbare Farbstoffe bzw. deren Leukoverbindungen zur elektiven Vitalfärbung der Respirationsepithelien anwendet, so findet man immer diese konstante Scheidung in Netzmaschen (vorwiegend reduzierend) und in Netzlücken (vorwiegend oxydierend). Das ist besonders auffällig beim Nackenschild. Beachtenswert scheint mir in diesem Zusammenhang nun die Tatsache, daß mit der Entwicklung des Nackenschildes und seiner funktionellen Beanspruchung die Schärfe dieser Differenzierung zunimmt und beim Einschmelzen des Nackenschildes das Verschwinden dieser strukturellen Sonderung als erstes Anzeichen der Degeneration sich geltend macht.

Es ergibt sich also, daß eine große Anzahl von Beobachtungen und Überlegungen dafür spricht, daß das Nackenschild ein echtes, in einzelnen Fällen nur vikariierend funktionierendes Atmungsorgan ist. Die Frage, ob allgemeine diffuse Hautatmung oder ausschließlich lokalisierte Kiemenatmung bei den Phyllopoden entscheidend ist, soll hier nicht weiter berücksichtigt werden.

VIII. Schlußbetrachtung zur allgemeinen Methodik.

Es sei mir gestattet, an die Darstellung der Respirationsorgane der verschiedenen Phyllopoden einige allgemeine Betrachtungen über die physikalisch-chemische Vitalfärbung zu knüpfen, obzwar solche Abschweifungen nicht zum Wesen einer derartigen Untersuchung zu gehören scheinen. Im Laboratorium der Prager biologisch-physi-

kalischen Arbeitsgemeinschaft werden die für Vitalfärbungen bestimmten Farbstoffe und Reagentien vor ihrer Anwendung auf ihre Teilchengröße und elektrische Ladung untersucht und die erhaltenen Vitalfärbungen nach der elektrostatischen Arbeitshypothese in der Weise gedeutet, daß die mit basischen und mit Leukofarben (z. B. reduziertem Methylenblau) erzielten Resultate als Färbungen elektropositiver Orte, die mit sauren Farbstoffen und Reagentien auf reduzierenden Medien gewonnenen Ergebnisse als elektronegative Orte angesehen werden. Die vorliegende Arbeit soll nun demonstrieren, daß diese Arbeitsweise unter anderem auch morphologisch bei der Aufsuchung organspezifischer Differenzierungen große Dienste leisten kann, gleichgültig, ob man sonst diese Arbeitshypothese zutreffend finden will oder nicht. Es wird in dieser Arbeit, ebenso wie in einer Reihe früherer Abhandlungen derselben Richtung demonstriert, daß die bloße optische Betrachtung ein Bild ergibt, das in vielen Fällen die Natur des betreffenden Organs auf den ersten Blick erkennen läßt, in vielen Fällen aber nur einen subjektiven, manchmal sogar einen direkt irreführenden Eindruck hervorruft. Man findet beispielsweise beim Nackenschild der Phyllopoden erwähnt, wieviel irrtümliche Deutungen die äußere Form und die Lage dieses Organs infolge der einseitig optischen Analyse erfahren hat, während die Zuhilfenahme der vitalen Elektivfärbung eine Reihe von Aufschlüssen bringt, die die Natur des Organs als Atmungsorgan mit einiger Sicherheit erkennen lassen. Neben dem Mosaik von basisch und sauer färbbaren bzw. den oxydativen und reduktiven (also elektropositiven und elektronegativen) Orten hat das Atmungsepithel noch ein anderes in derartigen Versuchen auffallendes Merkmal: es hat eine für Farbstoffe und Reagentien der verschiedensten Art ungemein leicht durchlässige, unstrukturierte, dünne Cuticula. Im allgemeinen sind nun die äußersten tierischen und pflanzlichen Hautschichten durch relative Undurchlässigkeit ausgezeichnet. Von diesen unterscheidet sich aber die Cuticula des Atmungsepithels dadurch in auffälliger Weise, daß sie rasch und scheinbar ohne Widerstand Farbstoffmoleküle mit entgegengesetzter elektrischer Ladung, weiter Kolloide nicht zu grober Teilchengröße, aber auch ionisierte Salze, wie Kaliumpermanganat, Silbersalze, Eisensalze, die sonst sehr schwer in lebendes Plasma eindringen, durchläßt.

Es wäre sehr zu begrüßen, wenn auch jene Morphologen, die nicht unmittelbar wünschen, zu physiologischen Fragen Stellung zu nehmen, bei der Bearbeitung spezieller Fragen die Vitalfärbung mit wohldefinierten Farbstoffen vornehmen möchten. Die Deutung der erzielten Färbungen mag dann ruhig der Zukunft überlassen bleiben.

IX. Zusammenfassung.

a) Es wird eine vergleichende Übersicht der Literatur über das Nackenschild bei Phyllopoden und Euphyllopoden gegeben, wobei sich zusammenfassend ergibt, daß die bisherigen Angaben über die Funktion und die morphologische Bedeutung des Nackenschildes nicht nur unvollständig, sondern auch widersprechend sind.

b) Mit Hilfe der vitalen Färbung konnte gezeigt werden, daß bei allen Phyllopodenfamilien im Jugend- bzw. Embryonalstadium ein unpaares Nackenschild auftritt, das bei einigen Formen am erwachsenen Tier gänzlich rückgebildet wird, bei anderen jedoch erhalten bleibt (Einzelheiten im Text).

c) Aus allen Beobachtungen ergibt sich mit höchster Wahrscheinlichkeit, daß das Nackenschild eine vikariierende Kieme ist und nicht ein »Absonderungsorgan«, wie die früheren Autoren angenommen hatten (vgl. aber die Ansichten von GICKLHORN und KELLER).

d) Für die unter c) dargelegte Deutung spricht vor allem die Tatsache, daß mit dem Heranwachsen und dem Funktionsbeginn der definitiven Respirationsepithelien, das sind die Kiemensäckchen, das Nackenschild zurückgebildet wird. Im gleichen Schritt mit der Zurückbildung dieses Organs geht auch die Möglichkeit der vitalen Färbung verloren.

e) Bei jenen Formen, welche auch im Embryonalstadium keine Kiemenanlagen haben (*Onychopoda*), ist das Nackenschild auch beim erwachsenen Tier das dauernde Respirationsepithel.

f) Eine vergleichende Betrachtung der Ergebnisse vom Standpunkt der Ökologie läßt einen engen Zusammenhang erkennen zwischen der Lebensweise oder der Art des Nahrungserwerbs einerseits und der Ausbildung bzw. Rückbildung des Nackenschildes andererseits. Auf Grund dieser Betrachtung werden verschiedene Typen aufgestellt (Einzelheiten vgl. im Text).

g) Eine vergleichende Darstellung der Ergebnisse wird auch in bezug auf die Begriffe »Atmung«, »Atmungsorgan«, »primäre und sekundäre Respirationsepithelien« gegeben. Es zeigt sich, daß der unter c) erwähnten Deutung des Nackenschildes als Respirationsepithel keine Bedenken entgegenstehen.

h) Es wird darauf hingewiesen, daß die vitale, physikalisch-chemisch begründete Elektivfärbung geeignet ist, ein wichtiges und unentbehrliches Hilfsmittel der Morphologie zu werden und auch bei Behandlung rein physiologischer Fragen den Wert eines Experimentes für sich beanspruchen darf.

Literaturnachweis.

Babák, Edward, 1921: Die Mechanik und Innervation der Atmung. In: Winterstein, Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 1. Jena.

Bethe, A., 1925: Allgemeines und Vergleichendes. In: Bethe, Handb. d. norm. u. path. Physiol. Bd. 2. Atmung. Berlin.

Claus, C., 1873: Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von Branchipus stagnalis und Apus cancriformis. Abh. d. kön. Ges. d. Wiss. zu Göttingen.

— 1876: Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 27.

— 1886: Untersuchung über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arb. a. d. zool. Inst. Wien. Bd. 6.

Gicklhorn, J. und Keller, R., 1925: Bau und Funktion des »Haftorgans« von Daphnia bzw. des »Kopfschildes« von Leptodora und Polyphemus auf Grund vitaler Elektivfarbung. Zool. Anz. Bd. 64.

— — 1925: Über elektive Vitalfarbungen der Kiemensäckchen von Daphnia magna Müller als Beispiel organ- und zellspezifischer Differenzierung. Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat. Bd. 2.

Giesbrecht, W., 1921: Crustacea. In: Lang, Handb. d. Morphol. d. Wirbellosen. Bd. 4.

Grobben, C., 1879: Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie der Phyllopoden. Arb. a. d. zool. Inst. d. U. Wien. Bd. 2.

Jaworowski, A., 1894: Das Dorsalorgan der branchiaten Arthropoden. Zool. Anz. Bd. 17.

Klotzsche, K., 1913: Beitrage zur Kenntnis des feineren Baues der Cladoceren (Daphnia magna). Jen. Zeitschr. Bd. 50.

Lereboullet, M., 1866: Observations sur la Génération et le Développement de la Limnadie de Hermann. Ann. d. Sc. nat., Zool., 5. série. T. 5.

Leydig, F., 1851: Über Artemia salina und Branchipus stagnalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 3.

— 1860: Naturgeschichte der Daphniden. Tubingen.

Nusbaum, J. und Schreiber, W., 1898: Beiträge zur Kenntnis der sogenannten Rückenorgane der Crustaceenembryonen. Biol. Zentralbl. Bd. 18.

Nowikoff, M., 1905: Untersuchungen über den Bau der Limnadia lenticularis L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 78.

Orthmann, 1866—1879: Arthropoden. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 5, 1. Abt.

Seifert, Rudolf, 1930: Sinnesphysiologische Untersuchungen am Kiemenfuß (Triops cancriformis Bosc.). Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 11, H. 3.

v. Siebold, Th., 1848: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Berlin.

Spangenberg, F., 1875: Zur Kenntnis von Branchipus stagnalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25, Suppl.

Storch, O., 1925: Cladocera. Aus: P. Schulze, Biologie der Tiere Deutschlands. Liefg. 15.

WAGLER, E., 1927: Crustacea. In: KÜKENTHALS Handb. d. Zoologie. Bd. 3, 3. Liefg.

WINTERSTEIN, H., 1921: Die physiologisch-chemischen Erscheinungen der Atmung. In: WINTERSTEIN, Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 1. Jena.

ZENKER, W., 1851: Physiologische Bemerkungen über die Daphnoiden. MÜLLERS Archiv.

ZOGRAF, N.: La calotte cervicale chez les nauplius de l'Artemia salina. C. R. d. l. S. B. Bd. 141.

— 1904: Das unpaare Auge, die Frontalorgane und das Nackenorgan einiger Branchiopoden. Berlin.

Erklärung der Tafel 7—11.

Tafel 7.

Abb. 1. *Artemia salina* (L.), Nauplius nach Vitalfärbung des Nackenschildes, dorsal[1].

Abb. 2. *Artemia salina* (L.), älteres Stadium.

Abb. 3. *Artemia salina* (L.), späteres Stadium des Nackenschildes und Auftreten der ersten Kiemensäckchenpaare.

Abb. 4. *Artemia salina* (L.), nachstes Stadium des Nackenschildes, Tier mit sechs Paaren von Kiemensäckchen. Nackenschild bereits degenerierend!

Tafel 8.

Abb. 5. *Artemia salina* (L.), erwachsenes Tier nach elektiver Vitalfärbung der Kiemensäckchen; Nackenschild färberisch nicht mehr nachweisbar.

Abb. 6. *Chirocephalus grubei* (DYBOWSKI), erwachsenes Tier nach elektiver Vitalfärbung des erhalten gebliebenen Nackenschildes.

Abb. 7. *Chirocephalus grubei* (DYBOWSKI), Nackenschild des erwachsenen Tieres bei stärkerer Vergrößerung aufgenommen, dorsal.

Abb. 8. *Chirocephalus grubei* (DYBOWSKI), Nackenschild des erwachsenen Tieres, überfärbt! Kernfärbung! dorsal. Man achte auf die trichterförmige Vertiefung in der Mediane des Nackenschildes.

Tafel 9.

Abb. 9. *Limnadia lenticularis* (L.), Nauplius nach elektiver Vitalfärbung des Nackenschildes, dorsal.

Abb. 10. *Limnadia lenticularis* (L.), erwachsenes Tier, seitlich.

Abb. 11. *Limnadia lenticularis* (L.), gestieltes Nackenschild des erwachsenen Tieres nach elektiver Vitalfärbung, stärker vergrößert, seitlich. Man achte auf die scharfe Abgrenzung zwischen dem Epithel des Stieles und dem Respirationsepithel.

[1] Man achte von Abb. 1—5 besonders auf die Schärfe der Abgrenzung des elektiv gefärbten Nackenschildes und vergleiche die Intensität der Schwärzung, und zwar sowohl in bezug auf das Nackenschild als auch die Kiemensäckchen.

Tafel 10.

Abb. 12. *Holopedium gibberum* (Zaddach), Embryo nach Vitalfärbung des Nackenschildes, seitlich.

Abb. 13. *Holopedium gibberum* (Zaddach), lebender Embryo ungefärbt, Nackenschild sowie beginnende Gallerthüllenbildung deutlich sichtbar.

Abb. 14. *Holopedium gibberum* (Zaddach), heranwachsendes Tier, Nackenschild bereits degenerierend, seitlich, Dunkelfeldaufnahme!

Abb. 15. *Sida cristallina* (O. F. Müller), Embryo nach elektiver Vitalfärbung des Nackenschildes, seitlich.

Abb. 16. *Sida cristallina* (O. F. Müller), derselbe Embryo, dorsal.

Abb. 17. *Daphnia pulex* (de Geer), Embryo nach Vitalfärbung des Nackenschildes, seitlich.

Tafel 11.

Abb. 18. *Bosmina longirostris* (O. F. Muller), Embryo nach Vitalfärbung des Nackenschildes, seitlich.

Abb. 19. *Lathonura rectirostris* (O. F. Muller), erwachsenes Tier nach Vitalfärbung des erhalten gebliebenen Nackenschildes, dorsal.

Abb. 20. *Eurycercus lamellatus* (O. F. Müller), Embryo nach Vitalfärbung des Nackenschildes, seitlich.

Abb. 21. *Eurycercus lamellatus* (O. F. Muller), erwachsenes Tier nach elektiver Vitalfarbung des Nackenschildes und der Kiemensäckchen, seitlich.

Abb. 22. *Leptodora kindtii* (Focke), erwachsenes Tier nach elektiver Vitalfärbung des Nackenschildes, dorsal.

Die Lage der Bohrstelle beim Angriff der Raubschnecken aus der Familie Naticidae.

Von

Caesar R. Boettger.

An vielen unserer europäischen Meeresküsten trifft man nicht selten in der Strandzone leere Muschelschalen an, die von Raubschnecken angebohrt sind. Häufig sind dabei Schalen von Muscheln, die ein Opfer von Vertretern der Prosobranchierfamilie *Naticidae* geworden sind, was man an der Form des Bohrloches erkennen kann, dessen Wände mehr oder weniger konisch sind und dessen äußere und innere Öffnung einen geringen Unterschied im Durchmesser aufweisen. Diese Bohrlöcher befinden sich in der überwiegenden Mehrzahl an ganz bestimmten Stellen der Muscheln, und zwar, wenn es sich um Formen handelt, deren Wirbel ungefähr in der Mitte der Rückenseite gelegen ist, wie etwa bei *Venus*, *Tapes*, *Mactra* oder *Lucina*, meist in der Nähe der Wirbel. Es hat das zeitweise zu der Vermutung geführt, daß es die *Naticidae* bei ihrem Angriff auf ganz bestimmte Teile ihres Opfers abgesehen haben. So meinte J. Leidy schon 1879, die Bohrstelle mit den Schließmuskeln der Muschel in Verbindung bringen zu können (6, S. 332), eine Ansicht, die jedoch P. Schiemenz 1891 als irrtümlich zurückwies (13, S. 166). Auch die Annahme, daß es die Raubschnecken auf die Geschlechtsdrüsen der Muscheln abgesehen haben, worauf man nach der Lage der Bohrlöcher an Hand der von P. Pelseneer gegebenen Abbildungen leicht kommen kann (11, S. 34—35, 40—41), ist von K. Loppens als unbegründet zurückgewiesen worden (7, S. 17). Aber einen Grund muß die häufige Wiederkehr derselben Anbringung der Bohrlöcher auf den Muschelschalen haben. K. Loppens war der Meinung, daß die Stelle der Bohrlöcher auf den Muschelschalen sich nach der bequemsten Stellung für die angreifende Raubschnecke während des Bohraktes richtet, jedoch nicht nach der Lage etwa bevorzugter Teile des begehrten Weichkörpers (7, S. 17).

Während meines Aufenthaltes an der Zoologischen Station in Neapel im Jahre 1929, wo ich auf einem von dem Preußischen Ministerium für Wissenschaft, Kunst und Volksbildung zur Verfügung gestellten Platz mit einer Beihilfe der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft anderen Untersuchungen oblag, war es mir möglich, auch zu dieser Frage beiläufig einige Beiträge zu liefern, die wohl die Frage nach der Stelle, an der die *Naticidae* ihre Opfer anbohren, als gelöst erscheinen lassen.

Versuche wurden in Neapel mit den dort stets in größeren Mengen zu erlangenden Arten *Natica* (*Natica*) *millepunctata* Lam., *Natica* (*Natica*) *hebraea* Mart. und *Polinices* (*Neverita*) *josephinus* Risso angestellt. Daß sich *Polinices* (*Neverita*) *josephinus* Risso wegen seiner großen Hinfälligkeit nicht zu Versuchen im Aquarium eignet, wie das G. C. Hirsch beobachtet hat (4, S. 364), konnte ich nicht finden; immerhin ist diese Art allerdings gegen ungünstige Lebensbedingungen im Aquarium weniger widerstandsfähig als die beiden anderen Arten, mit denen experimentiert wurde. In der zu behandelnden Frage des Anbohrens der Futtermuscheln verhielten sich die Arten gleich.

Was die Lebensgewohnheiten dieser Schnecken anbelangt, so konnte vieles nachgeprüft werden, was P. Schiemenz (13) und G. C. Hirsch (4) angegeben haben. Die Tiere leben verborgen im Sande; gewöhnlich halten sie sich dort in einer Tiefe von 2–5 cm auf, der Region, wo auch meist die Muscheln leben, denen sie nachstellen. Im Aquarium ist stets darauf zu achten, daß die Wassercirculation auch in den Sand eindringt, damit den Schnecken dort der nötige Sauerstoff zur Atmung zur Verfügung steht. Ist das nicht der Fall, so kommen die Tiere aus dem Sand hervor und kriechen dann nicht selten aus dem Behälter heraus.

Auf den Sand gesetzt, gräbt sich die Schnecke rasch ein, wie das G. C. Hirsch beschrieben hat (4, S. 365) und neuerdings H. Weber in den verschiedenen Stellungen des Tieres anläßlich des Studiums der Umdrehbewegungen eingehend untersucht hat (15). Die Schnecke versucht stets so schnell als möglich den Zustand zu erreichen, daß ihr Körper von allen Seiten vom Sande umgeben ist (Thigmotaxis). Wenn man ein Tier im Aquarium vom festen Boden auf eine Sandpartie kriechen läßt, so ist mit dem Übertritt fast stets unmittelbar ein Eingraben und Verschwinden unter dem Sande verbunden. Ferner sind die oben genannten, in Neapel untersuchten Arten als ausschließliche Sandbewohner negativ phototaktisch. Unter der Oberfläche des Sandes bewegt sich das Tier vorwärts, indem es zuerst den Vorderteil des stark

schwellbaren Fußes wellenartig und tastend vorschiebt. Man kann das leicht beobachten, wenn man die Tiere in kleinere Glasbehälter einsperrt, wo sie dann häufig entlang der Glaswand unter dem Sande kriechen. Da die Fühler dieser Schnecken auffallend klein sind, so hat deren Funktion zum großen Teil der vordere Teil des Fußes übernommen. Besonders hungrige Tiere kriechen rastlos umher, mit dem vorderen Teil des Fußes die Umgebung abtastend und den Sand durchfurchend.

Die Nahrung der in Neapel untersuchten *Naticidae* dürfte ausschließlich aus kleinen Muschelarten bestehen, die in ihrem Biotop, der Sandzone im Gebiet der Küste, leben. Es handelt sich hier also um ausgesprochene Nahrungsspezialisten, wie sie die Prosobranchier verschiedentlich ausgebildet haben. Doch scheinen nicht alle *Naticidae* derart einseitig an die im lockeren Sand steckenden Muscheln angepaßt zu sein, wie die in Neapel untersuchten Arten. Beispielsweise fand K. LOPPENS an der Küste der englischen Grafschaft Devonshire die Bohrlöcher von *Polinices* (*Lunatia*) *alderi* FORB. auch an *Mytilus* (*Mytilus*) *edulis* L., der nicht im Sande lebt (7, S. 16). Immerhin sind wohl solche Fälle als Ausnahmen zu werten, und auch K. LOPPENS betont, daß *Mytilus* (*Mytilus*) *edulis* L. dort in der Hauptsache von *Purpura lapillus* L. angebohrt sei, die sich in hohem Maße von dieser Muschelart nährt. Am Golf von Neapel habe ich daraufhin auf ein etwaiges Vorkommen von Bohrlöchern der *Naticidae* auf Schalen des verwandten *Mytilus* (*Mytilus*) *galloprovincialis* LAM. geachtet, jedoch nie solche gefunden.

Die gefangenen Raubschnecken aus dem Golf von Neapel wurden mit Muscheln ernährt, die aus den Strandpartien des Golfes stammten. Einige Male kam es vor, daß eine Schnecke einen jüngeren und schwächeren Art- oder Gattungsgenossen angriff und auffraß. An tote Nahrung der verschiedensten Art gingen die Tiere nicht heran; sie verschmähten sie auch bei starkem Hunger. Meine Beobachtungen stehen also im Einklang mit den Untersuchungen von G. C. HIRSCH (4, S.366). Ich bin der Meinung, daß wohl alle *Naticidae* lebendes Fleisch fressen und tote Tiere wie auch Pflanzennahrung verschmähen. Allerdings gibt A. A. GOULD 1841 an, daß der zu den *Naticidae* gehörige *Polinices* (*Lunatia*) *heros* SAY an der nordamerikanischen Ostküste die toten Fische und andere Tierleichen frißt, die die Flut angetrieben hat (2, S. 232). Auch in der zweiten, durch W. G. BINNEY besorgten Auflage des Buches im Jahre 1870 ist der betreffende Passus stehen geblieben (3, S. 339). Man hätte hier also die Lebensweise eines Aasfressers in der Strandzone, wie man sie beispielsweise vor allem von vielen *Nassa-*

Arten kennt. Mir erscheint das unwahrscheinlich, und A. A. Goulds Angabe wird wohl auf irgendeinem Irrtum beruhen, denn eine derartige Lebensweise widerspricht dem durchaus, was man sonst über die Ernährung der *Naticidae* weiß. J. Leidy hat festgestellt, daß *Polinices* (*Lunatia*) *heros* Say an der Küste von New Jersey *Mactra solidissima* Chemn. ebenfalls in der Art anbohrt, wie die europäischen *Naticidae* die Muscheln angreifen (6, S. 332). Bei Atlantic City hat dieser Autor viele Stücke solcher Raubschnecken ausgegraben, die alle eine Muschel als Beute umfaßt hielten. Ferner hat auch E. Ingersoll für *Polinices* (*Lunatia*) *heros* Say eine Ernährung mit lebendigem Fleisch angegeben; er sagt ausdrücklich, daß er Muscheln anbohrt (5, S. 700). Bei Untersuchungen über die Art der Nahrung von *Naticidae* darf man sich nicht dadurch irreleiten lassen, daß die Tiere vorgehaltenes totes Fleisch anbeißen. Wenn man nämlich *Naticidae* in mehreren Exemplaren beispielsweise in eine kleine Schale setzt, so fühlen sich die Tiere durch Sauerstoffmangel und durch die Unmöglichkeit, sich einzugraben, sehr unbehaglich; sie suchen zu entkommen und beißen wütend nicht allein sich gegenseitig, sondern auch in allerhand Dinge, die ihnen vorgehalten werden.

Für diese Untersuchungen ist wichtig, wie die Beute durch die Raubschnecke gefaßt wird, denn das könnte darauf von Einfluß sein, wo das Bohrloch angebracht wird. Die Schnecke erreicht die Muschel zuerst mit dem vorderen, tastenden Teil des Fußes, der bei der Nahrungssuche zweifellos eine große Rolle spielt. Die Beute abtastend, kriecht die Schnecke dann auf die ihre Schalen schließende Muschel herauf und krümmt gleichzeitig den hinteren Teil des Fußes nach unten, der so im allgemeinen unter die Beute gelangt. Auf diese Weise wird die Muschel meist zwischen dem vorderen und hinteren Teil des Schneckenfußes eingeklemmt und festgehalten. Schon im Jahre 1865 hat E. S. Morse angegeben, daß *Natica* die Beute mit dem Fuß ergreift und festhält (9, S. 174). Die verschiedenen Phasen des Ergreifens der Beute ließen sich in Neapel gut an den verschiedenen *Naticidae* rekonstruieren, die rasch aus dem Sand herausgezogen wurden. Manchmal fand der Überfall auch in der Nähe der Glaswand des Behälters statt, so daß sich aus den Bewegungen des Sandes Schlüsse auf das Verhalten des Tieres ziehen ließen. Gefressen hat allerdings nie eine Schnecke an der durchsichtigen Wand des Behälters, sondern sich stets nach Ergreifen der Beute ins Innere zurückgezogen, was wohl auf die Einwirkung des Lichtes zurückzuführen ist. Einige Male griffen die Schnecken auch Muscheln an, die zu diesem Zweck auf den Sand gelegt waren und sich noch nicht

eingegraben hatten. Nur besonders hungrige Schnecken kamen dann aus dem Sande hervor, zuerst mit dem tastenden Propodium. In diesen Fällen ließ sich das Ergreifen der Beute besonders gut beobachten. Wie oben geschildert, kroch die Schnecke wieder auf die sich ruckartig schließende Muschel mit dem Propodium herauf, krümmte den Fuß, so daß dann das Hinterende unter die Muschel geriet. Darauf kroch das Vorderende des Fußes seitlich über die Muschel hinaus und begann mit dem Eingraben in den Sand. Bald war die Schnecke samt ihrer Beute unter dem Sand verschwunden. Ich habe es nicht erreichen können, daß *Naticidae* in Aquarien ohne Sandgrund eine Beute auffraßen. Nicht immer hat die Raubschnecke solches Glück im Ergreifen der Muschel, wie oben geschildert wurde. Wenn manche Muscheln nur oberflächlich im Sande stecken, so vermögen sie sich durch einen Ruck einige Zentimeter weit aus dem Sande heraus fortzuschnellen. Manchmal entgehen sie auf diese Art ihrem Verfolger. Häufig aber folgt die Raubschnecke mit ziemlich großer Schnelligkeit und holt die Muschel endlich ein.

Daß die *Naticidae* im Fuß ein wirksames Festhalteorgan ausgebildet haben, ist für den folgenden Bohr- und Freßakt von großer Bedeutung. Zuerst gilt es jetzt, die Schale der Muschel zu durchbohren, um an den Weichkörper zu gelangen. Ob nun der Bohrakt, der bei den einzelnen fleischfressenden Prosobranchiern verschieden vor sich gehen kann, bei den *Naticidae* auf chemischem Wege erfolgt, wie das P. Schiemenz annimmt (12, S. 467; 13), oder aber auf mechanischem Wege, wie das von verschiedenen Autoren zuletzt K. Loppens vertreten hat (7), der auf die Untersuchungen von P. Schiemenz nicht eingeht, konnte ich nicht klären, da der Bohrakt unter der Oberfläche des Sandes vor sich geht und ich dieser Frage damals aus Zeitmangel nicht weiter nachgehen konnte. Daß die Oesophagealdrüse bei *Natica* eine Säure produziert, die zum Bohren verwendet wird, wie das Malard 1887 angenommen hat (8), ist sicher irrtümlich, und P. Panceri hat bereits 1869 festgestellt, daß freie Mineralsäure den Buccal- und Oesophagealdrüsen von *Natica* fehlt (10, S. 9). Ob aber das den *Naticidae* eigentümliche Organ, das P. Schiemenz als Säure ausscheidende Bohrdrüse angesprochen hat, tatsächlich eine solche ist, bleibt noch zu untersuchen; sicher ist es keine Saugplatte zur Befestigung des Rüssels, um besser bohren zu können, wie das F. H. Troschel vermutete (14, S. 171), eine Annahme, die in diesem Falle unwahrscheinlich ist und auch bereits von P. Schiemenz zurückgewiesen wurde (13, S. 163). Wie das bereits G. C. Hirsch angegeben hat (4, S. 384), konnte jedoch festgestellt werden, daß nicht allein diese Drüse manchmal blaues Lackmus-

papier rot färbt, sondern auch stellenweise der Schleim der Schnecke, besonders am Fuße. Wichtig erscheint, daß Kongorotpapier nicht durch die Drüse verfärbt wird, welche Reaktion eintreten müßte, wenn eine freie Mineralsäure vorhanden wäre. Auch P. H. FISCHER hat für *Polinices* (*Lunatia*) *catena* DA COSTA das Fehlen von Säure festgestellt (1, S. 45—48). Dennoch neige ich zu der Ansicht, daß die von P. SCHIEMENZ als Bohrdrüse angesprochene Drüse und ihr Secret mit dem Bohrakt der *Naticidae* irgendwie in Verbindung steht. Die offensichtliche Übereinstimmung des Durchmessers der Drüse und des Bohrloches läßt das als wahrscheinlich annehmen.

Was die Form des Bohrloches der *Naticidae* in seinen verschiedenen Entwicklungsstadien anbelangt, so liegen für die behandelten mediterranen Arten eingehende, genaue Schilderungen durch P. SCHIEMENZ vor (13), die gut mit den Angaben von P. PELSENEER (11) und K. LOPPENS (7) für *Polinices* (*Lunatia*) *alderi* FORB. übereinstimmen. Die verschiedenen Phasen, auch das noch nicht vollendete Bohrloch mit seiner kleinen kegelförmigen Erhebung im Grunde, lassen sich außer an einem in der Natur gesammelten Muschelmaterial auch gut bei Tieren wahrnehmen, die man während des Bohraktes aus dem Sande herausnimmt. Verschieden ist die Größe der Bohrlöcher nach dem Alter und der Größe der Raubschnecken.

Über das eigentliche Ausfressen der Muscheln durch *Natica* hat G. C. HIRSCH eingehende Beobachtungen angestellt (4, S. 384—386). Ich kann diese bestätigen, da wiederholt Muscheln in den verschiedenen Stadien des Ausgefressenwerdens untersucht wurden, wobei stets zackige Ränder der Fraßstellen festgestellt wurden, die deutlich erkennen ließen, daß durch die schabende Bewegung der Radula des Räubers die Nahrung in Stückchen abgerissen wurde.

Um nun eine etwaige Gesetzmäßigkeit in der Anbringung des Bohrloches auf der Muschel zu überprüfen, wurde eine Reihe von Versuchen angestellt. Die einzelnen Versuchsbehälter wurden einmal mit verschieden dicken Sandschichten versehen, andererseits mit wechselnden Mengen von Raubschnecken und Futtermuscheln besetzt. Das Wasser über dem Sande brauchte nur einige Zentimeter hoch zu sein; der Wasserstand hatte auf die Versuche, die sich ja meist im Sande abspielten, keinen Einfluß. Gewählt wurde gewöhnlich eine Wasserhöhe von etwa 15 cm, da höheres Wasser bei den Experimenten nur hinderlich war.

Es zeigte sich, daß fast ausschließlich Bohrlöcher ungefähr in der Mitte der Rückenseite, also in der Nähe der Wirbel, erzielt wurden, wenn die Sandschicht möglichst hoch war, nicht unter 10 cm, und das

Becken nur mit ganz wenigen Raubschnecken besetzt wurde. Der Einsatz von vielen oder wenigen Muscheln hatte auf die Art der Anbringung des Bohrloches keinen Einfluß. Wenn man bei einem größeren Muschelbestand eine entsprechend größere Anzahl angebohrter Schalen haben wollte, mußte man nur entsprechend länger warten.

Bei einer zweiten Serie von Versuchen wurde wie bei den soeben besprochenen Versuchen verfahren, nur größere Mengen von Schnecken auf den gleichen Raum eingesetzt. Es zeigte sich, daß die Bohrlöcher nicht mehr fast ausschließlich in der Wirbelgegend angebracht waren, sondern auch oft an den verschiedensten Stellen der Muschelschalen. Diese Unregelmäßigkeit in der Anbringung des Bohrloches wurde durchschnittlich um so größer, je mehr Raubschnecken auf dem gleichen Raum untergebracht waren. Dasselbe Ergebnis ließ sich erzielen, wenn man bei gleichbleibender Anzahl von Schnecken den Raum bei gleichbleibender Sanddicke verringerte.

Eine dritte Serie von Versuchen wurde derart angestellt, daß in gleich großen Becken bei konstanter Zahl von Raubschnecken die Sandschicht verschieden dick gewählt wurde. Bei dicken Sandschichten ergab sich ziemlich regelmäßig eine Anbringung des Bohrloches in der Wirbelgegend der Muscheln, wie das bei der ersten Versuchsreihe erzielt wurde. Wenn die Sandschicht weniger als 8 cm dick war, fing die Unregelmäßigkeit in der Anbringung der Bohrlöcher durch ausgewachsene Exemplare von *Natica* (*Natica*) *millepunctata* Lam. und *Natica* (*Natica*) *hebraea* Mart. an und erreichte ihren Höhepunkt zwischen 7 und 5 cm. Bei dünneren Sandschichten fraßen die erwachsenen Tiere nicht mehr; sie fühlten sich anscheinend in ihrem Behälter nicht mehr wohl und versuchten tiefer in den Sand zu kommen. Bei jüngeren Versuchstieren mußte die Sandschicht entsprechend der Größe der Tiere dünner gewählt werden, bis die Unregelmäßigkeit in der Anlage der Bohrlöcher eintrat.

Um nun den Grund für die Unregelmäßigkeit in der Anbringung der Bohrlöcher bei den zweiten und dritten Versuchsreihen festzustellen, sollte versucht werden, bei den zuerst geschilderten Versuchsanordnungen, die eine gewisse Regelmäßigkeit in der Lage der Bohrlöcher wie in der Natur ergaben, durch bestimmte Einwirkungen die Raubschnecken dazu zu veranlassen, ihre Opfer an einer anderen Stelle anzubohren. Zuerst wurde versucht, mit Plastilin auf die Futtermuscheln zurechtgefeilte Stücke von anderen Muschelschalen aufzukleben, die die äußere Gestalt des auserschenen Opfers oft wesentlich veränderten. Es sollte dadurch erreicht werden, daß dem Fuße der bohrenden Schnecke

durchaus abweichende Verhältnisse beim Ergreifen der Beute geboten wurden und auch beim Bohrakte das Opfer anders gehalten werden mußte. Leider führten diese Versuche zu keinem Ergebnis, da die so präparierten Tiere von den *Naticidae* vollkommen gemieden wurden. Vielleicht vertrieb das Plastilin die Schnecken, und eine andere Befestigungsart hätte zu besseren Ergebnissen geführt.

Darauf wurden die diesbezüglichen Versuche auf eine andere Basis gestellt. Die als Futter verwendeten Muscheln wurden an dünne Holzstäbchen in verschiedener Lage festgebunden. Diese Holzstäbchen steckten in einem ebenfalls aus Holz bestehenden Fuß, der auf den Boden des die Tiere enthaltenden Behälters gestellt und der durch den darüber befindlichen Sand festgehalten wurde. So konnte man der Muschel im Sande jede beliebige Stellung geben, die nicht von selbst geändert werden konnte. Die Sandschicht wurde 12—15 cm, manchmal auch etwas dicker gewählt. Von Schnecken wurden stets nur wenige Tiere eingesetzt. Durch diese Versuchsanordnung ließen sich Bohrlöcher an den verschiedensten Stellen der Muscheloberfläche erzielen. Da bei diesen Versuchen im Vergleich mit denen, die stets Bohrlöcher in der Wirbelgegend ergeben hatten, nur die Stellung der Muscheln von der natürlichen, im Sande steckenden Lage verschieden war, so mußte diese Stellung die abweichende Anbringung der Bohrlöcher verursacht haben. Mehrere Schnecken, bei denen es gelang, sie während des Freßaktes an den Stöckchen mit der Muschel zusammen aus dem Sande zu ziehen, saßen in ganz verschiedenen Stellungen auf der Muschel. Diese Stellung mag sich wohl danach gerichtet haben, wo die Schnecke zuerst mit ihrem Propodium auf ihr Opfer getroffen ist. Dann hatte sie wohl die Muschel mit dem Fuße umfaßt, so gut das ging, um einen möglichst festen Halt für den Bohr- und Freßakt zu haben.

Die Unregelmäßigkeit in der Anbringung der Bohrlöcher bei der erwähnten zweiten und dritten Versuchsserie läßt sich nun leicht erklären. Wenn bei gleichbleibender Dicke der Sandschicht die Anzahl der Raubschnecken vermehrt wurde, so brachte das eine Zunahme der Unregelmäßigkeit in der Lage der Bohrlöcher. Durch das Zusammensperren mehrerer Schnecken auf beschränktem Raum wurden durch die Bewegungen der Tiere im Sande die Muscheln oft aus ihrer normalen Lage gebracht, und die Räuber erreichten ihre Beute dann in den verschiedensten Stellungen. Eine Zunahme der Muscheln in einem Behälter hatte auf die Stelle der Bohrlöcher keinen Einfluß. Auch in der Natur stecken oft viele Muscheln im Sande beisammen, ohne einander in ihrer Lage zu beeinträchtigen.

Die dritte Versuchsreihe, bei der mit verschieden dicken Sandschichten bei sonst gleich bleibenden Verhältnissen gearbeitet wurde, brachte die Unregelmäßigkeit in der Anbringung der Bohrlöcher dadurch zustande, daß bei dünnen Sandschichten die Schnecken nicht von unten an die Muscheln herankommen konnten, sich vielmehr dicht unter der Sandoberfläche zwischen den Muscheln bewegen mußten. Dadurch stießen die Schnecken beim ersten Zusammentreffen auf die verschiedensten Stellen der Muscheloberfläche, weshalb die Umfassung auf verschiedene Weise vor sich ging und auch die Lage des Bohrloches veränderlich war. Durch rasches Herausnehmen von Schnecken konnte man sich überzeugen, daß bei dünnen Sandschichten die Beute von den Schnecken in recht verschiedenen Stellungen gefaßt war.

Durch Zufall wurde noch auf eine andere Weise erreicht, daß die Schnecken sich dicht unter der Oberfläche des Sandes zwischen den Muscheln aufhielten, und zwar auch bei dicken Sandschichten, in die sich die Tiere unter normalen Verhältnissen sonst tiefer eingruben. Es trat dies ein bei ungenügender Wassercirculation im Sande. Aber dann fühlten sich die Schnecken anscheinend unbehaglich und fraßen überhaupt nicht. Dieser Zustand war nicht stets zu erreichen; sobald der Sauerstoffmangel zu groß wurde, kamen die Tiere aus dem Sande heraus und suchten aus dem Behälter zu entweichen, wie das bereits oben erwähnt wurde.

P. Schiemenz hat von 79 Muscheln 2 auf der Mitte der Wirbel, 14 davor und 61 dahinter angebohrt gefunden; bei zwei Muscheln fand sich das Loch am Schalenrande, einmal vor, einmal hinter der vertikalen Mittellinie (13, S. 166). Er war der Meinung, daß die Lage des Bohrloches vor oder hinter dem Wirbel sich nach dem Verhältnis der Größe von Schnecke und Muschel richte (13, S. 167). Durch einige Versuche ließ sich feststellen, daß dem tatsächlich so ist. Wählte man große Schnecken und kleine Muscheln, so erhielt man meist Bohrlöcher hinter dem Wirbel. Bei normaler Umklammerung reichte dann der Kopf der Schnecke über den Wirbel der erfaßten Muschel hinaus und brachte das Bohrloch dann an der hinteren Hälfte der Muschel an. Umgekehrt ergaben größere Muscheln und junge Schnecken Bohrlöcher vor dem Wirbel, da dann beim Umfassen der Beute der Kopf der Schnecke noch nicht den Wirbel der Muschelschale erreichte und das Bohrloch vor dem Wirbel anbrachte.

P. Schiemenz hat außerdem beobachtet, daß von den erwähnten 79 Muscheln 28 auf der rechten Schalenklappe, 49 auf der linken Schalenklappe und 2 am Schalenrand angebohrt waren (13, S. 166—167).

Er will das durch die Schalenwindung der Schnecke nach rechts erklären, wodurch der Rüssel beim Ausstrecken ebenfalls etwas nach rechts gerichtet sei und demnach in den meisten Fällen auf die linke Schale der von vorn angegriffenen Muschel trifft. Mir erscheint das unwahrscheinlich, und ich vermute, daß es vielmehr vom Zufall abhängig sein wird, auf welche Schalenklappe der Rüssel der Raubschnecke gerade trifft. Allerdings überwiegen in meinem Material ebenfalls die Muscheln mit angebohrter linker Schalenklappe, so daß ich die Behauptung von P. Schiemenz selbst nicht entkräften kann; immerhin ist die Überzahl der links angebohrten Muscheln in meinem Material nur sehr gering. Jedoch hat P. H. Fischer etwa die gleiche Anzahl von Muscheln mit angebohrter rechter und linker Schalenklappe festgestellt (1, S. 28), was durchaus meiner Anschauung entspricht. P. Pelseneer fand in seinem Material von *Donax vittatus* da Costa mehr angebohrte linke Schalenhälften, bei *Macoma balthica* L. dagegen mehr angebohrte rechte (11, S. 34--35), was meiner Ansicht nach ebenfalls für die Zufälligkeit in dem Befund der Bohrlöcher zu werten ist.

Die Frage nach der Stelle, wo die *Naticidae* die Muscheln anbohren, ist also dahin zu beantworten, daß sich die Anlage des Bohrloches einmal danach richtet, von wo die Schnecke zuerst an die Muschel herankommt, dann zweitens nach dem Größenverhältnis zwischen Schnecke und angegriffener Muschel. Ist die Schnecke einmal mit der Beute zusammengetroffen, so wird letztere von dem Schneckenfuß derart umklammert, daß der Bohr- und Freßakt in bequemer Stellung vor sich gehen kann. Die Häufigkeit der Anbringung der Bohrlöcher bei vielen Muschelarten im Gebiet der Wirbel der Muschelschale läßt darauf schließen, daß unter normalen Verhältnissen die untersuchten Raubschnecken von unten her mit dem Propodium auf den am tiefsten im Sande steckenden Vorderteil der Muschel treffen. Dieses Zusammentreffen führt dann zu der Anbringung der Bohrlöcher in der Wirbelgegend. Je nach dem Verhältnis der Größe der Schnecke zur Muschel ragt der Schneckenkopf über den Wirbel der umklammerten Muschel hinaus oder nicht und bringt dann das Bohrloch hinter oder vor dem Wirbel an.

Literaturverzeichnis.

1. Fischer, P. H., 1922: Sur les Gastéropodes perceurs. Journal de Conchyliologie. Vol. 67. Paris. P. 1—56.
2. Gould, A. A., 1841: Report on the Invertebrata of Massachusetts, comprising the Mollusca, Crustacea, Annelida, and Radiata. Cambridge.
3. — 1870: Report on the Invertebrata of Massachusetts. II. Edition, comprising the Mollusca. Edited by W. G. Binney. Boston.
4. Hirsch, G. C., 1915: Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden (Murex, Natica, Pterotrachea, Pleurobranchea [Tritonium]). I. Teil. Makroskopischer Bau, Nahrung, Nahrungsaufnahme, Verdauung, Secretion. Zoologische Jahrbucher. Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere. Bd. 35. Jena. S. 357—504.
5. Ingersoll, E., 1884: Mollusks in general. In G. B. Goode: The Fisheries and Fishery Industries of the United States. Section I. Washington. P. 687—710.
6. Leidy, J., 1879: Remarks on Mactra. Proceedings of the Academy of National Sciences of Philadelphia. 1878. Part III. Philadelphia. P. 332—333.
7. Loppens, K., 1927: La perforation des coquilles de Mollusques par des Gastropodes et des Éponges. Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique. T. 57. Bruxelles. P. 14—18.
8. Malard, 1887: Le système glandulaire oesophagien des Tanioglosses carnassiers. Bulletin de la Société Philomathique de Paris. 7. Série. T. 11. Paris. P. 108—111.
9. Morse, E. S., 1865: A Classification of Mollusca, based on the "Principle of Cephalization". Proceedings of tue Essex Institute. Vol. 4. Salem. P. 162—180. Pl. 4.
10. Panceri, P., 1869: Gli organi e la secrezione dell'acido solforico nei Gasteropodi. Con un' Appendice relativa ad altre glandole dei medesimi. Atti dell' Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche. Società Reale di Napoli. Vol. 4. No. 10. Napoli.
11. Pelseneer, P., 1925: Comment mangent divers Gastropodes aquatiques. Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique. T. 55. Bruxelles. P. 31—45.
12. Schiemenz, P., 1887: Über die Wasseraufnahme der Lamellibranchiaten und Gastropoden (einschließlich der Pteropoden). Zweiter Theil. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. 7. Heft 3. Berlin. S. 423—472. Taf. 16—17.
13. — 1891: Wie bohrt Natica die Muscheln an? Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. 10. Heft 1. Berlin. S. 153—169 Taf. 11.
14. Troschel, F. H., 1863: Das Gebiß der Schnecken zur Begrundung einer naturlichen Classification. Berlin.
15. Weber, H., 1926: Über die Umdrehreflexe einiger Prosobranchier des Golfs von Neapel. Ein Beitrag zur Bewegungsphysiologie und Reflexbiologie der Gastropoden. Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Bd. 3. Heft 4. Berlin. S. 389—474.

Die Biologie einer neuen Epimyrmaart aus dem mittleren Maingebiet.

Von

Karl Gößwald.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg.)

Mit 5 Abbildungen im Text.

Bei meinen Untersuchungen über die Ameisenfauna der Umgebung von Würzburg fand ich eine neue Formicidenart, die in gemischten Kolonien von *Leptothorax tuberum unifasciatus* und *tuberum nigriceps* lebt und eine bisher nicht bekannte Art darstellt. Durch freundliche Vermittlung von Herrn Prof. Dr. KARL ESCHERICH (München) übernahm in liebenswürdiger Weise Herr Dr. C. MENOZZI, Direktor des Instituts für Phytopathologie in Chiavari, die Bestimmung der Art und stellte fest, daß sie zu der von EMERY (1915) von *Formicoxenus* abgetrennten Gattung *Epimyrma* EM. gehört, welche bisher in Deutschland noch nicht festgestellt worden war. Herr Dr. MENOZZI hatte die Güte, die neue Art mir zu widmen. Sie heißt *Epimyrma Gösswaldi* MENOZZI. Er wird nach brieflicher Mitteilung darüber in größerem Zusammenhange in dieser Zeitschrift berichten, während ich hier nur die Biologie dieser Art beschreibe; ihre drei Kasten sind in Abb. 1, 2 und 3 dargestellt.

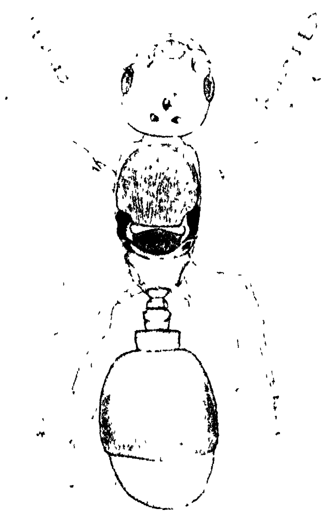


Abb. 1. Weibchen von *Epimyrma Gösswaldi* MENOZ. Etwa × 22 fach.

Die bisherigen Beobachtungen, welche wir von den einzelnen Species der Gattung *Epimyrma* haben, sind zum Teil sehr dürftig und lassen für sich betrachtet keinen sicheren Schluß auf ihre Lebensweise zu.

Epimyrma corsica EMERY ist nur durch ein geflügeltes Weibchen bekannt; die Wirtsameisenart konnte nicht festgestellt werden. EMERY (1895) schreibt hierüber: »Istituisco questa specie sopra un esemplare unico di Corsica che faceva parte della collezione de Saulcy.« Fundort: Korsika.

Epimyrma Ravauxi ERNEST ANDRÉ wurde von ERN. ANDRÉ in der Sammlung des Museums von Paris als neue Species erkannt und als



Abb 2 Männchen von *Epimyrma Gosswaldi* MENOZ. Etwa ×22 fach.

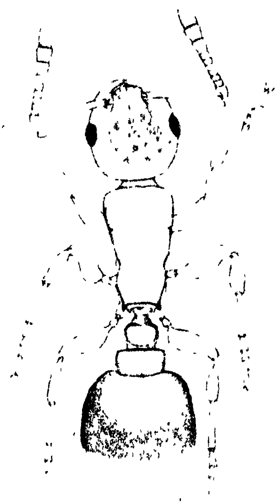


Abb. 3 Arbeiterin von *Epimyrma Gosswaldi* MENOZ. Etwa ×22 fach

Formicoxenus Ravauxi ER. ANDRÉ (spater *Epimyrma Ravauxi*) beschrieben. ANDRÉ (1896) fügt seiner Beschreibung an: »Quelques femelles seules ont été capturées par M. RAVAUXI dans un nid normal de *Leptothorax tuberum* FABR. (race *unifasciatus* LATR.) pourvu de ses femelles fécondes, ce qui indique que notre Fourmi vit en commensale chez les *Leptothorax* avec lesquels elle a probablement les mêmes rapports que son congénère, le *Formicoxenus nitidulus* avec les *Formica rufa* et *pratensis*.« Fundort: Nyons dans la Drône.

Epimyrma Kraussei EMERY. Die biologischen Verhältnisse dieser Art sind unbekannt. EMERY (1915) fügt seiner Beschreibung an: »Sadegna. Sorgono, 14. 3. 1913, 2 ☿, 1 ♀ deleata, raccolte dal Dott. A. KRAUSSE.«

Epimyrma Foreli MENOZZI: Nach der morphologischen Beschreibung der Art bemerkt MENOZZI (1921): »Diverse operaie e femine trovate in quattro nidi di *Leptothorax recedens* NYL. sotto a muschio che rivestiva il tronco di piante d'olivo. Io credo, come la suppone anche Prof. EMERY[1], che tutte la spezie di questo genere siano propriamente mirmecophile.« Fundort: Sambiase di Calabria.

Epimyrma Vandeli SANTSCHI. Über diese Species besitzen wir die genauesten Angaben. VANDEL fand sie in Nestern von *Leptothorax recedens* NYL. bei Miramont-de-Quercy und Touffailes, Departement von Tarn-et-Garonne, und zwar stellte er nur Geschlechtstiere fest. Arbeiterinnen fehlen nach seinen Beobachtungen, desgleichen sind keine Weibchen der Wirtsameisen in den gemischten Kolonien vorhanden. Ein Versuch zeigte, daß *Ep. Vandeli* in das *Leptothorax*-Nest eindringt, in wirksamer Weise gegen die Arbeiterinnen ankämpft, die rechtmäßige Königin tötet und sich an deren Stelle adoptieren läßt. Näheres hierüber vgl. A. VANDEL (1927).

Epimyrma Gösswaldi MENOZZI. Die Fundorte liegen alle in der Umgebung von Würzburg: Randersacker, Theilheim, Lindelbach, Alandsberg bei Gerbrunn, Nikolausberg, Rottenbauer und Winterhausen. Die Nester wurden auf sonnigen, steinbedeckten Ödgebieten des oberen Hauptmuschelkalkes gefunden, und zwar befanden sich die Kolonien stets in unmittelbarer Nähe von Hecken auf vegetationsfreien, höchstens mit Moos bewachsenen Steinansammlungen zwischen zusammengepreßten Steinen. Die Verbreitung dieser Ameise ist dermaßen, daß wir innerhalb des Vorkommens der Wirtsameisen einige enger begrenzte Bezirke antreffen, wo die gemischten Kolonien bei weitem über die reinen *tuberum*-Kolonien überwiegen. Man kann tagelang suchen, ohne eine gemischte Kolonie aufzufinden. Hat man dagegen ein Nest festgestellt, so findet sich gleich eine ganze Anzahl von Kolonien dieser Art in unmittelbarer Nähe. Oft ist der Fund vieler verlassener *Leptothorax*-Nester ein Anzeichen dafür, daß die gesuchte Ameise nicht mehr allzufern ist. Die Art ist also nicht gleichmäßig in dem von ihr bewohnbaren Lebensgebiet zerstreut, sondern kommt darin kumulativ an wenigen Stellen vor, eine Erscheinung, die durch die Lebensweise dieser parasitischen Ameise bedingt ist.

Epimyrma Gösswaldi ist eine Art von nicht geringer ökologischer Bedeutung unter den Ameisen. Sie ist imstande, die Wirtsameisen in ihrem Lebensgebiet durch ihre parasitierende Einmietung zum Aus-

[1] C. EMERY, 1915.

sterben zu bringen. Es dauert dann wohl lange Jahre, bis die betreffende Gegend wieder normal mit der durch den Parasitismus zugrunde gerichteten *Leptothorax*-Art besiedelt ist. Unterdessen nimmt die parasitische Ameise von einem anliegenden, bisher von ihr noch unberührten *Leptothorax*-Bezirk Besitz, bis auch hier wieder sämtliche Kolonien der Wirtsameisen zum Aussterben gebracht worden sind. Auf diese Weise findet eine ständige Arealverschiebung auf kleinem Raume statt.

Zur Klarlegung der biologischen Verhältnisse der neuen Species seien die bisherigen Funde kurz zusammengefaßt erwähnt, unter besonderer Berücksichtigung der Nestzusammensetzungen.

Die Untersuchungen wurden im Winter gemacht. Die einzelnen Individuen der zwischen zusammengepreßten, flachen Steinen nistenden Kolonien waren zu dieser Zeit infolge der Kälte zu einem leblosen Klumpen zusammengeballt, so daß sie vollzählig ausgehoben werden konnten, was für eine einwandfreie Kritik über die Art der Zusammensetzung der gemischten Kolonien von größter Bedeutung ist.

Im ganzen konnten bisher 50 gemischte Kolonien gefunden werden. Über die Örtlichkeit und die Ökologie der Ameise wurde eingangs berichtet. Aufmerksam wurde ich auf die neue Ameise, als ich eine *Leptothorax tuberum nigriceps*-Kolonie aufdeckte, in der das *nigriceps*-Weibchen sich völlig unbeachtet abseits von den Ameisen aufhielt, ein Umstand, der mir, abgesehen von der kalten Witterung, sofort auffallen mußte, da die Königin doch sonst mehr oder weniger den Mittelpunkt der instinktiven Tätigkeit der Arbeiterinnen bildet. Bei näherem Hinsehen bemerkte ich dann neben den dunklen *nigriceps*-Arbeiterinnen eine Anzahl solcher, die heller gefärbt waren, ähnlich wie *Leptothorax tuberum unifasciatus*, und außerdem noch ein ganz kleines Weibchen, das man für eine microgyne Form, wie sie bei *Leptothorax* nicht selten vorkommen, halten konnte. Unter dem Mikroskop stellte sich dann heraus, daß die hellen Arbeiterinnen sowie das kleine Weibchen nur elfgliedrige Fühler haben, während ihre Wirtsameisen, die *tuberum*, einen zwölfgliedrigen besitzen. In der gemischten Kolonie befanden sich außer den beiden erwähnten Weibchen (*nigriceps* und *Ep. Gösswaldi*) 15 Arbeiterinnen der neuen Art und 30 *nigriceps*-Arbeiterinnen (= gemischte Kolonie 1). Auch Brut ist vorhanden, ebenso in allen in der Folge zu erwähnenden Kolonien. In dieser Kolonie konnten nur Larven der parasitischen Art festgestellt werden. Das *nigriceps*-Weibchen verrichtete Arbeiterdienste und war wohl nicht befruchtet.

2. 29 gemischte Kolonien hatten folgende Zusammensetzung: Eine Königin und 2—35 Arbeiterinnen der neuen Species, 15—200

tuberum-Arbeiterinnen ohne Weibchen ihrer Art. In 19 dieser gemischten Kolonien befanden sich *Leptothorax tuberum unifasciatus* und in zehn *tuberum nigriceps* als Wirtsameisen. Dieses Zahlenverhältnis entspricht der Verbreitung der beiden Wirtsameisenarten. Die *nigriceps* sind entsprechend seltener. Eine besondere Vorliebe dieser *Epimyrma*-Species für *unifasciatus* ist also nicht zu erkennen.

In den Fällen, wo ich nur zwei bis fünf Arbeiterinnen der neuen Art fand, waren diese besonders klein.

3. In drei gemischten Kolonien wurden nur Arbeiterinnen der beiden Arten ohne Geschlechtstiere gefunden. Die Königin muß hier irgendwie verloren gegangen sein.

4. Vier Kolonien hatten nur je ein Weibchen der neuen Art und Arbeiterinnen der Wirtsameisenart.

5. In zwei Kolonien waren je zwei Weibchen der parasitischen Art, die miteinander kämpften, und nur Arbeiterinnen der Wirtsameise, in einem Fall *unifasciatus* und im anderen *nigriceps*.

6. In einer Kolonie wurde ein totes und ein lebendes Weibchen der neuen Art gefunden. Außerdem befanden sich nur noch *unifasciatus*-Arbeiter in dem Nest.

7. In drei Fällen wurde je ein Weibchen und ein totes Männchen der neuen Art, einmal zwei tote Männchen neben einem Weibchen der neuen Art zusammen mit nur Arbeiterinnen der Wirtsameisenart gefunden.

8. Zweimal wurden zwei Weibchen und je ein Männchen der Parasiten bei Arbeiterinnen der Wirtsameisen festgestellt.

Bemerkenswert ist, daß in allen Kolonien, in denen auch Männchen der neuen Art gefunden wurden, Arbeiter dieser Art fehlen. Die Männchen waren alle tot, wie zu dieser Jahreszeit nicht anders zu erwarten ist (Ende Februar), waren aber trotzdem im Nest behalten worden und wurden zum Teil noch herumgetragen.

9. In einer Kolonie war das Weibchen der neuen Art tot, wurde aber ebenfalls noch einige Zeit umhergetragen. Außerdem waren hier nur noch Arbeiterinnen der Wirtsameisen vorhanden.

10. Von besonderer Bedeutung ist der Fund eines Weibchens der parasitischen Art, das an einer fast toten *unifasciatus*-Königin festgebissen war (Februar). Letztere zeigte fast keine Bewegung mehr. Die Kolonie enthielt außerdem nur noch Arbeiterinnen der Wirtsameisenart, die sich um ihre Königin nicht besonders kümmerten, sondern diese gemeinsam mit dem daran verbissenen Weibchen in ihre Mitte nahmen.

11. Eine andere interessante Zusammensetzung weist folgender Fund auf: Eine Königin und fünf Arbeiterinnen der neuen Art, 90 *unifasciatus*-Arbeiterinnen, darunter einige auffallend große Exemplare mit sehr breitem Abdomen, und noch zwei kleine *unifasciatus*-Weibchen (Microgynen), welche die Rolle einer Arbeiterin einnahmen und Arbeiterdienste verrichteten.

12. Einmal fand ich eine dreifach gemischte Kolonie; sie enthielt eine Königin und zwölf Arbeiterinnen der neuen Art und außerdem 30 *nigriceps*- und 50 *unifasciatus*-Arbeiterinnen nebeneinander.

Diese gemischten Kolonien weisen demnach eine große Mannigfaltigkeit auf in der Art ihrer Zusammensetzung. Zu bemerken ist noch, daß die neue parasitische Ameise nie allein, sondern stets in gemischten Kolonien bei *Leptothorax tuberum unifasciatus* und *nigriceps* gefunden wurde.

Die aufgefundenen Nester wurden im Formikarium eingehend beobachtet. Es stellte sich dabei folgendes heraus:

Die beiden zusammenlebenden Arten behandeln sich gegenseitig freundschaftlich wie ihresgleichen. Nie wurde zwischen ihnen ein Kampf beobachtet. Irgendwelche Scheidewände, wie wir sie bei einem Gastverhältnis, z. B. zwischen der nahe verwandten *Formicoxenus nitidulus* und *Formica rufa* haben, bestehen hier nicht. Die Wirtsameisen und die parasitischen Ameisen finden sich stets auf einem Haufen.

Die parasitischen Arbeiterinnen sind sehr unselbständig. Bei Störung des Nestes werden sie von den Wirtsameisenarbeiterinnen fortgetragen, und zwar entweder am Kopf frei nach vorne oder so, daß sie nach rückwärts dem Thorax der tragenden Ameise zugewendet sind. Die getragenen Tiere machen keinen Versuch davonzulaufen oder sich zu befreien, sie scheinen vielmehr das Getragenwerden gewohnt zu sein. Auch die Königin wird viel herumgetragen. Mitunter zieht sie dabei die Beine an und krümmt sich, so daß sie möglichst bequem getragen werden kann. Einmal beobachtete ich, wie eine Königin bei Störung des Nestes einer Arbeiterin auf den Rücken sprang, sich mit den Mandibeln an dem Pronotum der letzteren festhielt und sich forttragen ließ. Um einen Angriff auf die Wirtsameise kann es sich hier nicht gehandelt haben, da die Trägerin keinen Versuch machte, die Königin zu entfernen, und außerdem zugleich eine Larve zwischen den Kiefern davontrug.

Im Nest erfreut sich das *Epimyrma*-Weibchen einer besonderen Pflege von seiten der Wirtsameisen, von denen es viel betastet und beleckt wird. Das fremde Weibchen wird von den *tuberum*-Arbeitern noch viel sorgfältiger gepflegt, als letztere es mit ihrer eigenen Königin

zu tun pflegen. Die Pflege wird ihm aber nur von den Wirtsameisen zuteil. Ihre eigenen Arbeiterinnen kümmern sich nicht um sie.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß die parasitischen Arbeiterinnen sehr unselbständige, träge Tiere sind. Sie sind vollständig nutzlos geworden und laufen untätig umher, während die Nestarbeiten, Bergung und Pflege der Brut nur von den Hilfsameisen besorgt wird.

Auch der Nahrungserwerb erfolgt durch die *tuberum*-Arbeiterinnen. Ich konnte nur ein einziges Mal eine *Epimyrma*-Arbeiterin an Honig, der direkt vorgesetzt worden war, etwas lecken sehen. Fütterungsszenen zwischen den beiden Arten sind nicht selten, wobei natürlich die parasitischen Ameisen gefüttert werden; dagegen konnte ich nie beobachten, daß sich letztere untereinander gefüttert hätten. Die Königin wird ebenfalls nur von den Wirtsameisen gefüttert.

Unter I. und II. habe ich den Fund von Weibchen der Wirtsameisenart in den gemischten Kolonien erwähnt. Diese Tiere verhalten sich genau wie eine Arbeiterin, und andererseits ist auch das Verhalten der Arbeiterinnen gegen sie wie gegen ihresgleichen. Es ist sehr merkwürdig und ungewohnt zu sehen, wie diese Weibchen selbständig fressen, Brut umhertragen und am Nestbau und den übrigen Arbeiterdiensten einen sehr regen Anteil nehmen. Die Microgynen sind ganz auf sich angewiesen. Die Arbeiterinnen widmen ihnen nicht die geringste Pflege, wie sie diese sonst den Weibchen zukommen lassen. Das *Epimyrma*-Weibchen nimmt von diesem Arbeiterweibchen keine Notiz.

Ganz anders dagegen verhalten sich die parasitischen Weibchen gegen eine befruchtete Königin der Wirtsameisenart. Um mir klar zu machen, wie die Grundung dieser gemischten Kolonien vor sich geht, setzte ich ein *Epimyrma*-Weibchen zu einer selbständigen *unifasciatus*-Kolonie mit einer *unifasciatus*-Königin. Das fremde Weibchen versuchte hier durch Streicheln mit den Fühlern die *unifasciatus*-Arbeiter für sich zu gewinnen. Die Arbeiter betasteten es sehr eingehend, aber bald bemerkte ich, wie zwei Arbeiterinnen sich auf sie stürzten und sie an den Beinen zerrten. Von hier an wurde das *Epimyrma*-Weibchen feindlich behandelt, aber trotzdem setzte es seine Versuche fort, die Arbeiterinnen durch Streicheln mit den Fühlern für sich zu gewinnen und trat nicht feindlich gegen sie auf. Die Angriffslust der letzteren ließ bald nach, und es gelang dem fremden Weibchen freizukommen. Es gelangte nun in die Nähe der *unifasciatus*-Königin, und es war sehr interessant zu beobachten, wie das *Epimyrma*-Weibchen dieser mit einem blitzartigen Ruck auf den Rücken sprang und sich mit ihren Kiefern an der Pronotumsnaht ihrer Rivalin festbiß. Die bedeutend größere *unifasciatus*-

Königin war gegen sie wehrlos und machte auch nicht den geringsten Versuch, sich zu verteidigen. Die Arbeiterinnen schienen von diesem Vorgang nicht weiter berührt zu sein. Da ich zu dieser Zeit noch nicht viele Kolonien der neuen Art hatte, gab ich die *Epimyrma*-Königin wieder in ihre alte Kolonie zurück; dort wurde sie zunächst sehr mißtrauisch empfangen, aber bald wieder erkannt.

Die Schilderung eines Koloniegründungsversuches von *Ep. Vandeli* SANTSCHI bewog mich, den Versuch später zu wiederholen. VANDEL hatte beobachtet, daß *Ep. Vandeli*, eine arbeiterlose, parasitische Art, auch Arbeiterinnen der Wirtsameisen feindlich angriff und sogar gefährlich verletzte. Ich habe dagegen bei *Ep. Gösswaldi* nie einen Kampf gegen die Wirtsameisenarbeiter beobachten können. Die Königin setzte vielmehr, obwohl ihr die Arbeiter sehr heftig zusetzten, doch stets den Versuch fort, letztere durch Streicheln mit den Fühlern zu beschwichtigen. Um so auffallender war dann der sofortige und hartnäckige Kampf gegen die Königin der Wirtsameisen.

Auch bei dem zweiten Versuch enthielt sich das *Epimyrma*-Weibchen eines jeglichen Angriffs und jeder Verteidigung gegen die Wirtsameisenarbeiter, obwohl sich stundenlang elf Arbeiterinnen zugleich an ihm festgebissen hatten. Das Weibchen suchte vielmehr durch Streicheln mit den Fühlern die Arbeiter von ihrem feindlichen Verhalten abzubringen, aber nach einiger Zeit hatte sich auch an jedem Fühler eine Arbeiterin festgebissen, so daß es ihr unmöglich wurde, das Streicheln fortzusetzen. Am nächsten Tage waren die Fühler und zwei Beine abgebissen. Die Arbeiter waren derart in Erregung geraten, daß sie sich untereinander selbst angriffen. Ich bemerkte sechs kämpfende Arbeiterpaare. Am darauffolgenden Tage fehlten dem *Epimyrma* Weibchen fast sämtliche Extremitäten. In diesem Fall war also der Adoptionsversuch mißglückt, doch konnte man auch hier sehen, daß *Ep. Gösswaldi* sich gegen die Arbeiterinnen der Wirtsameisen nicht zur Wehr setzt im Gegensatz zu *Ep. Vandeli*.

Einen dritten Versuch machte ich, um festzustellen, wie sich ein parasitisches *Epimyrma*-Weibchen gegen *Epimyrma*-Arbeiter, also ihre eigenen Artgenossen, verhält, die schon längere Zeit (7 Wochen) isoliert waren. Das Weibchen lief zunächst langsam im Nest umher; nach einiger Zeit begegnete sie der ersten *Epimyrma*-Arbeiterin. Beide Ameisen tauschten gegenseitig langsame Fühlerschläge aus und schienen sich nicht weiter um einander zu kümmern. Der gleiche Vorgang spielte sich bei Begegnung mit den anderen *Epimyrma*-Arbeitern ab. Nach einiger Zeit saßen sie friedlich nebeneinander. In den nächsten Tagen

fand ich die Königin allein in einer Nebenkammer des Nestes. Bemerkenswert ist, daß die *Epimyrma*-Königin ihre eigenen Artgenossen nur mit sehr langsamen Fühlerschlägen betastete und sich nicht weiter um sie kümmerte, während sie die Arbeiterinnen der Wirtsameisenart mit sehr schnellen Fühlerschlägen und Streicheln mit den Fühlern für sich zu gewinnen suchte.

Ein weiterer Versuch sollte zeigen, wie das Verhalten des *Epimyrma*-Weibchens gegen *Leptothorax tuberum* Mayr. ist, einer *tuberum*-Art, bei der ich *Epimyrma* noch nicht gefunden habe, obwohl beide Arten oft benachbart sind. Ganz im Gegensatz zu den anderen Versuchen werden die Arbeiterinnen hier gemieden. Auch die furchtsamen *tuberum* Mayr.-Arbeiter getrauten sich zuerst nicht an das *Epimyrma*-Weibchen heran, schließlich wurde aber dieses von mehreren Arbeitern zugleich gestellt, die sich an ihren Fühlern und Beinen festbissen. Entgegen meinen früheren Erfahrungen in dem Verhalten der *Epimyrma*-Weibchen gegen *unifasciatus*, setzte sich hier das *Epimyrma*-Weibchen sehr heftig zur Wehr und biß einige Arbeiter in Kopf, Thorax und Petiolus. Diese Arbeiter lagen dann plötzlich wie gelähmt da. Dieselbe Szene wiederholte sich nach einiger Zeit noch verschiedene Male. Dabei machte das *Epimyrma*-Weibchen nie den Versuch, in das eigentliche Nest der *tuberum* Mayr. einzudringen und ging auch später den Arbeiterinnen so weit wie möglich aus dem Wege.

Um zu sehen, ob dieses Weibchen sich nicht schließlich doch auch gegen die Angriffe der Wirtsameisen zur Wehr setzte, gab ich es in eine reine *unifasciatus*-Kolonie. Hier zeigte sich, daß auch dieses Weibchen die *unifasciatus*-Arbeiter durch Streicheln mit den Fühlern für sich zu gewinnen suchte. Es war jedoch bald von einer größeren Zahl von Arbeiterinnen umgeben, die sich an allen Extremitäten festbissen. Andere Arbeiterinnen, die dazu kamen, bissen sich an ihren eigenen Nestgenossen fest, wohl weil diese etwas von dem Geruch der fremden Königin angenommen hatten. Ich befreite das Weibchen, da nun erwiesen war, daß es *tuberum* Mayr.-, nicht aber *tuberum unifasciatus*-Arbeiterinnen angriff, und setzte es dann in unmittelbare Nähe des Nesthaufens. Hier stürzte es sofort auf denselben los und wühlte sich unter die Brut; bei der *unifasciatus*-Königin angelangt, biß sie sich sogleich an deren Petiolus fest und ließ nicht los, obwohl die Königin fortlief und sie die Arbeiterinnen neuerdings angriffen. Die Bewegungen der *unifasciatus*-Königin wurden schließlich langsamer, bald hatten sich auch an ihr Arbeiterinnen festgebissen, da ihr ebenfalls nicht mehr der reine Nestgeruch anhaftete. Andererseits scheint allmählich das *Epimyrma*-

Weibchen von dem Geruch der *unifasciatus* angenommen zu haben. Nach 10 Stunden hatten die Anfeindungen der Arbeiterinnen aufgehört. Die schwer verletzte *unifasciatus*-Königin mit dem *Epimyrma*-Weibchen wurden in die Ecke des Nestes zur Brut getragen. Es dauerte noch lange Tage, bis die *unifasciatus*-Königin tot war. Das *Epimyrma*-Weibchen dagegen wurde schließlich an Stelle der getöteten Königin von dem verwaisten Volk adoptiert und nahm fortan deren Stellung ein.

Die neuen Versuche zeigen einerseits, daß *Ep. Gösswaldi* sich gegen Angriffe der Wirtsameisen nicht zur Wehr setzt; im Gegensatz dazu steht ihr (desselben Weibchens!) Verhalten gegen *Leptothorax tuberum* Mayr., wo sie auch gar keinen Versuch macht, sich adoptieren zu lassen. Andererseits zeigt sich wieder ihre typische Feindschaft gegen die *unifasciatus*-Königin. Der zweite, mißlungene Adoptionsversuch läßt erkennen, daß es dem *Epimyrma*-Weibchen nicht immer gelingt, mit Erfolg in eine Kolonie der Wirtsameisen einzudringen.

Als ich einige Tage nach dem ersten Koloniegründungsversuch in einer *unifasciatus*-Kolonie an ihrer fast toten Königin festgebissen ein parasitisches Weibchen fand, schien mir dieser Fund eine weitere Bestätigung meiner Vermutungen über das Zustandekommen der gemischten Kolonien zu sein. Obwohl ich wiederholt das kleine Weibchen von der *unifasciatus*-Königin entfernte, hatte es sich immer wieder an ihr festgebissen. Die Arbeiterinnen nahmen ihre Königin und das daran verbissene *Epimyrma*-Weibchen stets in ihre Mitte, Angriffe auf das letztere konnte ich nicht feststellen. Als ich nach etwa 5 Wochen immer noch das parasitische Weibchen an der *unifasciatus*-Königin verbissen fand, nahm ich beide unter das Mikroskop. Hier konnte ich sehen, wie das kleine Weibchen ihre Rivalin mit den langen, spitzen Vorderzähnen ihrer Mandibeln zu bearbeiten suchte. Trotz greller künstlicher Beleuchtung des Objektes ließ sie nicht davon ab. Die *unifasciatus*-Königin zeigte von Zeit zu Zeit ganz schwache Bewegungen mit den Tarsen. Verschiedene Male machte ich den Versuch, das parasitische Weibchen von der *unifasciatus*-Königin zu entfernen und mit einer Pinzette zurückzugeleiten, jedesmal biß sie sich von neuem fest, sobald sie in ihre Nähe kam. Ich gab beide wieder gesondert in das Nest zurück. Die *unifasciatus*-Königin wurde von ihren Arbeitern zur Brut getragen, desgleichen auch bald darauf das *Epimyrma*-Weibchen, welches ich nach Ablauf von 2 Minuten schon wieder an der Königin verbissen fand.

Auch zwischen den parasitischen Weibchen selbst kann man stets einen sehr heftigen Kampf beobachten, der mit dem Tode der einen

Rivalin endigt. Diese Beobachtung bezieht sich auf die unter 5., 6. und 8. erwähnten Funde. Der Kampf zwischen den Weibchen wurde im Formikarium fortgesetzt. Es scheint demnach, daß diese Parasiten kein zweites Weibchen neben sich dulden, ganz im Gegensatz zu den *tuberum*-Arten und *Formicoxenus nitidulus*, wo ich nicht selten mehrere befruchtete Königinnen nebeneinander angetroffen habe, ohne daß hier ein Kampf stattgefunden hätte. Der Fund 6., wo ein totes parasitisches Weibchen neben einem lebenden dieser Art in einer *unifasciatus*-Kolonie gefunden wurde, gibt Aufschluß darüber, wie der Kampf zwischen den Rivalen endigt.

In dem einen Fall, wo ich eine tote parasitische Königin in einer Kolonie fand, die sonst nur *unifasciatus*-Arbeiter enthielt (9), scheint diese nachträglich ihren Verletzungen erlegen zu sein. Ob diese nun ebenfalls von einem Kampf gegen eine Rivalin herrühren oder das *Epimyrma*-Weibchen von den *unifasciatus*-Arbeitern so heftig angegriffen worden war, läßt sich nachträglich schwer entscheiden.

Um festzustellen, ob die parasitische Ameise imstande ist, sich selbständig am Leben zu erhalten, wurden 25 Arbeiterinnen zusammen mit etwas Brut isoliert. Futter (Honig) wurde ihnen mitgegeben. Die Brut wurde von ihnen nicht beachtet und blieb zerstreut liegen, während sie sonst sofort auf einen Haufen zusammengetragen wird. Am Honig konnte ich bis jetzt noch keine dieser Arbeiterinnen beobachten, doch leben heute — 3 Monate nach Beginn des Versuches — noch alle isolierten Ameisen. Sie sitzen in verschiedenen Gruppen zerstreut völlig untätig umher. In den gemischten Kolonien werden sie von den Wirtsameisen auf einen Haufen zusammengetragen. Weitere Unterschiede konnte ich bisher nicht feststellen, doch ist anzunehmen, daß die isolierten Arbeiter nach längerer Zeit zugrunde gehen müssen. *Harpagoxenus*-Arbeiterinnen, einer anderen, bei *Leptothorax* parasitierenden Art, können sich nach Versuchen von ADLERZ (nach ESCHERICH 1917) bis 135 Tage selbständig am Leben erhalten. Auf jeden Fall zeigte aber mein Versuch eindeutig, daß unsere parasitische Art in bezug auf Brutpflege vollkommen von ihren Wirtsameisen abhängig ist.

Als Ergebnis der bisherigen biologischen Beobachtungen von *Epimyrma Gösswaldi* ist folgendes festzustellen:

1. Die neue parasitische Ameise wurde nie allein, sondern stets in gemischten Kolonien bei *Leptothorax tuberum nigriceps* und *tuberum unifasciatus* gefunden.

2. Die Gründung von gemischten Kolonien erfolgt in der Weise, daß ein parasitisches Weibchen in eine *Leptothorax*-Kolonie eindringt,

die rechtmäßige Königin tötet und an deren Stelle von dem weisellos gewordenen Volk adoptiert wird. Das Anfangsstadium einer gemischten Kolonie besteht aus einem parasitischen Weibchen und Arbeiterinnen der Wirtsameisenart. Die Brut wird von den Wirtsameisen aufgezogen. In einigen Fällen wurden auch Männchen gefunden (Anfangsstadium?).

3. Eine normale vollentwickelte Kolonie weist folgende Zusammensetzung auf: Ein parasitisches Weibchen und eine Anzahl von Arbeiterinnen dieser Art und eine größere Zahl von nur Arbeitern der Wirtsameisenart. In einem Falle waren beide Wirtsameisenarten nebeneinander vertreten.

4. Sind in eine Kolonie der Wirtsameisen zwei parasitische Weibchen zugleich eingedrungen, so bekämpfen sich diese, bis nur noch eines übrig bleibt.

5. Eine Königin der Wirtsameisen fehlt. Etwa vorhandene Weibchen dieser Art sind nicht befruchtet und verrichten Arbeiterdienste, sind also ergatoid.

6. Die parasitischen Arbeiterinnen legen eine große Unselbständigkeit an den Tag; an Nestbau, Nahrungserwerb und Brutpflege nehmen sie keinen Anteil.

Auf Grund dieser Feststellungen dürfte eindeutig erwiesen sein, daß wir hier eine parasitische Ameisenart vor uns haben, die in ein unbedingtes Abhängigkeitsverhältnis von den Wirtsameisen geraten und auf diese vollständig angewiesen ist, sowohl was den Fortbestand des Individuums wie der Kolonie anbelangt; denn abgesehen davon, daß die parasitische Art nie allein, sondern stets in gemischten Kolonien gefunden wurde, haben auch die Beobachtungen gezeigt, daß sie außerstande sind, sich auf die Dauer selbständig am Leben zu erhalten. Auch schon bei der Koloniegründung ist *Epimyrma Gösswaldi* auf die Hilfe der Wirtsameisen angewiesen. Selbständige Koloniegründungen kommen nicht vor. Auf den Vorgang der Koloniegründung habe ich schon hingewiesen.

Da ferner die für die Erhaltung der Art so unbedingt nötigen Instinkte, der Nestbau-, Nahrungserwerb- und Brutpflegeinstinkt, vollkommen degeneriert sind, ist diese Ameise auch in dem Fortbestand ihrer Art von den Wirten abhängig geworden. Die Abhängigkeit ist also eine vollkommene und dauernde, von der Koloniegründung angefangen bis zum Fortbestand der Kolonie und der Art. Die parasitische Ameise kann sich auch später nicht freimachen von den Hilfsameisen, wie das bei verschiedenen anderen Ameisenarten der Fall sein kann. Auch ist nur die eine Art der Koloniegründung auf dem Wege des Para-

sitismus möglich. Wir können also hier von einem obligatorischen Sozialparasitismus in dauernd gemischten Kolonien sprechen (vgl. E. Wasmann 1915).

Schon äußere Merkmale sprechen für eine große Abhängigkeit von den Hilfsameisen und einen obligatorischen Sozialparasitismus: Die Kleinheit der Weibchen stellt eine parasitäre Degeneration dar (Wasmann 1915). Betrachten wir ferner die Mundwerkzeuge, aus deren Beschaffenheit man geradezu die Lebensgeschichte einer Ameise lesen kann, so erkennen wir, daß auch diese mehrfache Degenerationserscheinungen aufweisen, welche natürlich mit dem untätigen, parasitischen Leben dieser Ameise in Zusammenhang stehen. So sind zum Beispiel die Unterkiefer- und Lippentaster verkümmert und zum Teil noch weiter in Reduktion begriffen (siehe Abb. 4a und b); während die nahe verwandte *Formicoxenus nitidulus* viergliedrige Unterkiefertaster und drei-

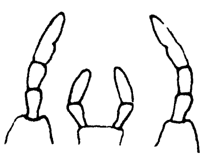
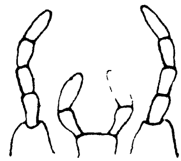
a  b 

Abb. 4. a Unterkiefer- und Lippentaster von *Epimyrma Gosswaldi* Menoz., drei- und zweigliedrig. b Unterkiefer- und Lippentaster von *Epimyrma Gosswaldi* Menoz., vier- und zweigliedrig

gliedrige Lippentaster besitzt, hat *Ep. Gosswaldi* Unterkiefertaster, die vier- oder dreigliedrig sein können, bei den dreigliedrigen ist eine ursprüngliche Trennung noch zu erkennen, wie auch Abb. 4a zeigt; die Lippentaster sind stets nur zweigliedrig. Inwieweit auch die übrigen Species der Gattung *Epimyrma* diese Degenerationserscheinungen aufweisen, entzieht sich meinem Wissen, da mir Exemplare hiervon nicht zur Verfügung stehen. Bei der Abtrennung der Gattung *Epimyrma* von *Formicoxenus* hat Emery (1915) keinen Bezug auf diese Mundgliedmaßen genommen, desgleichen sind Unterkiefer- und Lippentaster auch bei den Beschreibungen der mir bisher bekannten *Epimyrma*-Arten unerwähnt geblieben. Bei den Mandibeln finden wir ebenfalls eine Anpassung an die Lebensweise, indem der vorderste und auch noch der nachfolgende Zahn besonders gut entwickelt sind gegenüber drei anderen, kleinen, stumpfen Zähnchen (siehe Abb. 5). (Beim Männchen habe ich einen großen und nur drei kleinere Zähne feststellen können, die zwei mittleren sind enger verwachsen.) Durch ihre spitzen Zähne werden die Weibchen zur Tötung der *unifasciatus*-Königin instand gesetzt. Diese spitzen Zähne stellen furchtbare Waffen dar und sind be-

sonders gut geeignet zum Einbohren der Kiefer in die feindliche Ameise, wie ich unter dem Mikroskop sehr schön beobachten konnte. Andererseits aber erweisen sich solche Mundwerkzeuge nicht mehr so geeignet zu den häuslichen Arbeiten, insbesondere nicht zur Brutpflege. Immerhin wäre diese parasitische Art morphologisch noch imstande zu einem selbständigen Leben, es handelt sich vornehmlich um eine Entartung der Instinkte. Die morphologische Degeneration ist wohl erst eine sekundäre Folge davon. Auch die geringe Zahl der Arbeiterinnen spricht für ein großes Abhängigkeitsverhältnis von den Wirtsameisen. Die Arbeiterinnen sind hier entsprechend ihrer physischen und psychischen Struktur zu nutzlosen Geschöpfen geworden. Nachdem sie sich infolge ihres parasitischen Lebens nicht mehr aktiv an den häuslichen Arbeiten beteiligten, erfolgte auch die zahlenmäßige Rückbildung des Arbeiterstandes. Ähnliche Erscheinungen finden wir auch bei anderen parasitischen Ameisenarten, z. B. *Strongylognatus testaceus* und bei verwandten *Epimyrma*-Arten selbst, wo zum Teil sogar Arbeiterinnen schon fehlen. Es sind zur Zeit schon viele parasitare und arbeiterlose Formen bekannt, und es scheint die Entwicklung nach der parasitaren Richtung weiterzugehen.

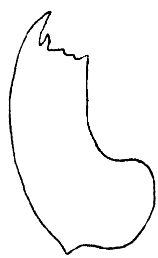


Abb. 5 Mandibel einer Arbeiterin von *Epimyrma Goßwaldi* Menoz

Einer Lösung bedarf noch die Frage nach dem Weiterbestand und der Art des Zerfalles dieser gemischten Kolonien. Bisher wurden die Anfangsstadien und vollentwickelte Kolonien festgestellt. Merkwürdig bleibt die Tatsache, daß bei der verhältnismäßig großen Zahl der aufgefundenen Nester dieser neuen Ameise der Arbeiterstand der Parasiten gegenüber den Wirtsameisen stets in der Minderheit ist. Da die befruchteten Königinnen der Wirtsameisen getötet werden – was natürlich ein Nachteil für die gemischte Kolonie ist –, werden keine Hilfskräfte mehr neu erzeugt, sondern nur noch Nachkommen der Parasiten. Nun müßten letztere folgerichtig mit der Zeit überwiegen, was aber nicht der Fall ist. Bei anderen Ameisenarten werden die Hilfskräfte durch Raub und Aufzucht von Arbeiterpuppen aus fremden Kolonien der Wirtsameisenart ergänzt. Ein Dulotismus scheint mir aber bei unserer Art wegen ihrer morphologischen und biologischen Verhältnisse nicht möglich; denn eine Ameise von einer derartigen Trägheit und Unbeholfenheit ist für eine Sklavenjagd nicht geeignet, obwohl verhältnismäßig friedfertige Ameisen als Gegner in Betracht kämen.

Zur Klärung der Frage nach der geringen Zahl der Parasiten bleibt die Annahme einer Kurzlebigkeit dieser gemischten Kolonien. Möglicherweise werden nur sehr wenig Arbeiter in einem Jahre gezeugt und vielleicht von einem bestimmten Zeitpunkte an nur noch Geschlechtstiere aufgezogen[1]. Die beiden letzten Annahmen schließen natürlich die erste von der Kurzlebigkeit nicht aus. Es wäre damit auch der Umstand geklärt, daß relativ viele Kolonien gefunden wurden, die sich noch im Anfangsstadium befinden. Es sind das 13 Kolonien von insgesamt 50 (gemischte Kolonien 4 mit 9), und zwar ist dabei noch zu berücksichtigen, daß in manchen dieser Kolonien zwei Königinnen gefunden wurden. Auch die kumulative Verbreitung, auf die ich eingangs hingewiesen habe, spricht für eine Kurzlebigkeit der gemischten Kolonien.

Interessant ist auch das Vorkommen von Microgynen der Wirtsameisenart in den gemischten Kolonien. Befruchtete Weibchen der letzteren wurden nicht gefunden, wie schon festgestellt wurde. Die zwei Microgynen in der gemischten *unifasciatus*-Kolonie 11 waren auffallend klein. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß es sich um Tiere handelt, die von ursprunglich normalen Weibchenlarven abstammen, die nach dem Eindringen des parasitischen Weibchens in die Kolonie von den eigenen Arbeitern vernachlässigt und so umgezüchtet wurden, da ja einerseits die Wirtsameisen ihr Interesse der parasitischen Königin widmen und auch die Aufzucht von Geschlechtstieren in der gemischten Kolonie keinen Sinn hat. Zudem fand ich in dieser Kolonie und noch in verschiedenen anderen gemischten Kolonien mehrfach auffallend große Arbeiterinnen mit sehr breitem Abdomen, wie ich sie sonst in reinen *unifasciatus*-Kolonien noch nicht feststellen konnte. Diese »macroergaten Arbeiterinnen« würden dann aus ursprünglich zu Weibchen bestimmten Larven hervorgegangen sein, die noch nicht so weit in ihrer Weibchenentwicklung fortgeschritten waren, wie die beiden zuerst erwähnten kleinen Weibchen, bei denen die Umzüchtung nur mehr unvollkommen gelang. Durch die *Lomechusa strumosa*-Theorie von WASMANN wurde eindeutig nachgewiesen, daß die Ameisen tatsächlich imstande sind, den Versuch zu machen, Larven, die ursprünglich zu Weibchen bestimmt waren, umzuzüchten (Macropseudogynen). Bei *Formica sanguinea* wird die Umzüchtung durch die Anwesenheit des

[1] Nach Abschluß der Arbeit konnte ich am 10. V. 1930 eine *Epimyrma unifasciatus*-Kolonie finden mit einer *Epimyrma*-Konigin, 30 *Epimyrma*-Arbeiterinnen und 50 *Leptothorax unifasciatus*-Arbeiterinnen. Diese Kolonie enthielt nur Geschlechtstier-Larven (etwa 40).

parasitischen Coleopteren *Lomechusa strumosa* ausgelöst, indem der Brutpflegeinstinkt durch die Aufzucht der *Lomechusa*-Larven eine besondere Regulation erfährt (WASMANN 1909b). In unserem Falle wäre dann die Instinktregulation durch die parasitische Ameise hervorgerufen worden. Ich muß hier noch nachholen, daß die nach dem Eindringen des parasitischen Weibchens im Nest vorhandene *Leptothorax*-Brut weitergepflegt wird. In der gemischten Kolonie 10, bei der es sich zweifellos um ein Anfangsstadium der Koloniegründung handelt, da ja die *unifasciatus*-Königin noch nicht einmal getötet worden war, ist reichlich *unifasciatus*-Brut vorhanden (nur *unifasciatus*-Brut), welche sich von der *Epimyrma*-Brut durch hellere Farbe unterscheidet. Es befinden sich auch noch einige größere Larven von Geschlechtstieren darunter; die Weiterentwicklung muß noch abgewartet werden.

Einer weiteren Aufklärung bedarf noch die Frage, wie die Männchen zusammen mit den Weibchen in die *Leptothorax*-Nester gelangen. Das einzige *Epimyrma*-Männchen, welches bisher bekannt war (*Ep. Vandeli*), befand sich in Gesellschaft von vier geflügelten und einem ungeflügelten Weibchen in einem Neste von *Leptothorax recedens*. In unserem Falle befanden sich die Männchen stets in gemischten Kolonien, die noch keine Arbeiter der parasitischen Art enthielten (Februar!) und sich demnach noch im Anfangsstadium befanden. Infolgedessen können die Männchen nicht aus der Kolonie, in der sie sich befanden, hervorgegangen sein. Es hat keinen Sinn, jetzt Hypothesen darüber aufzustellen, wie diese Männchen zusammen mit den *Epimyrma*-Weibchen in die *Leptothorax*-Kolonien hineingekommen sind. Eine Untersuchung im Sommer zur Zeit der geflügelten Geschlechtstiere muß zur Lösung der Frage führen. Meines Wissens steht ein derartiger Fall bisher vereinzelt da.

Es bleibt nun noch übrig zu untersuchen, wie sich diese gemischten Kolonien ursprünglich entwickelt haben, wenn man überhaupt die Möglichkeit in Betracht ziehen will, die verschiedenen gemischten Kolonien in eine phylogenetische Reihe zu bringen. In allen bisher in dieser Hinsicht gemachten Versuchen und auch bei dieser Ameise kann es sich nur um Hypothesen handeln. In der Hauptsache unterscheiden wir eine parasitische und eine dulotische Richtung (WASMANN 1915). Dulotismus kann selbst in Parasitismus übergehen.

Der Ausgangspunkt dieser beiden Richtungen kann nach EMERY (1909) ein ursprünglicher »Einmieterzustand« gewesen sein; von hier ausgehend sieht er als primitives Anfangsstadium für den Parasitismus ein »Raubtierstadium« der Weibchen an, WASMANN dagegen ein fakul-

tatives Adoptionsstadium. Wir haben hier zu untersuchen, welches der wahrscheinliche Weg der stammesgeschichtlichen Entwicklung unserer Art ist. Zu diesem Zweck ist es vorteilhaft, verwandte Arten zum Vergleich heranzuziehen. WASMANN (1909b) hat im Anschluß an EMERY den Satz geprägt: »Die dulotischen und parasitischen Ameisen stammen von Formen ab, die mit ihren heutigen Hilfsameisen sehr nahe verwandt sind. Sie stammen nämlich von der Gattung ihrer heutigen Hilfsameisen ab und nehmen ihren Ursprung meist in jener Artengruppe, welcher auch ihre heutigen Hilfsameisen angehören. Doch sind sie mit letzteren vielfach nur indirekt oder sogar nur seitlich stammverwandt, durch Vermittlung anderer Artengruppen derselben Gattung.« Morphologisch zeigt nun *Epimyrma* die meiste Ähnlichkeit mit *Formicoxenus* und *Leptothorax*. Die Übereinstimmung mit *Formicoxenus* ist eine so große, daß sie als *Epimyrma* n. gen. erst nachträglich abgetrennt wurde. Ebenso ist die Ähnlichkeit mit den Wirtsameisen unverkennbar, wenn auch nicht so groß wie mit *Formicoxenus*. Diese Übereinstimmung mit den Wirtsameisen würde also den oben erwähnten WASMANNschen Satz neuerdings bestätigen. Als vermutliche Stammart von *Formicoxenus nitidulus* selbst gibt EMERY (1909) *Leptothorax* an. Hinsichtlich der morphologischen Entstehung von *Epimyrma* bleibt nun die Annahme einer Abstammung von *Leptothorax* bzw. einer nahestehenden Form gemeinsam mit *Formicoxenus nitidulus*. Wenn man die morphologischen und biologischen Ähnlichkeiten von *Formicoxenus nitidulus* und *Epimyrma* vergleicht und zugleich die Vorliebe von *Epimyrma* für *Leptothorax* als Wirtsameise bedenkt, drängt sich unwillkürlich der Gedanke auf an eine direkte Abstammung der *Epimyrma* von *Formicoxenus* [illegible] *Leptothorax* als Produkt einer Kreuzung beider an sich schon nahestehender Arten. Aber dagegen sprechen zu viele andere, biologische und allgemein entwicklungsgeschichtliche Erwägungen. Zudem kann die biologische Ähnlichkeit zwischen *Epimyrma* und *Formicoxenus* auch auf dem zuerst erwähnten Weg erklärt werden. *Formicoxenus* muß man als eine myrmecophile Ameise bezeichnen, da sie als Gastameise bei *Formica rufa* lebt. Der Umstand, daß *Formicoxenus nitidulus* sich nicht bei einer verwandten Art oder Gattung als Gast einquartiert hat, sondern bei der fernstehenden *Formica*, mag die Ursache sein, warum sie auf diesem Gastverhältnis stehengeblieben ist. An ein parasitisches Verhältnis mit einer ganz fremden, zu einer anderen Unterfamilie gehörigen Art ist nicht gut zu denken (WASMANN 1909a).

Bleiben wir nun bei der Gattung *Epimyrma* selbst, so sind sämtliche Species, soweit ihre Biologie bekannt ist, Parasiten nach der Aus-

legung des Ameisenparasitismus von WASMANN (1909b). Wir haben hier drei Species mit einem Arbeiterstand: *Ep. Kraussei*, *Foreli* und *Gösswaldi*. Genauere Beobachtungen über die beiden ersten Arten fehlen; von der dritten Art konnte ich feststellen, daß der Arbeiterstand schon sehr rudimentär geworden ist, sowohl in seinen Arbeiterinstinkten, wie der Zahl nach. Von *Ep. corsica* ist nur ein geflügeltes Weibchen bekannt; EMERY vermutet eine parasitische Ameise. *Ep. Vandeli* und *Ravauxi* sind nach der Beobachtung ihrer Entdecker schon arbeiterlos. *Ep. Vandeli* tötet nach seinem Eindringen in die *Leptothorax*-Nester deren Königin, ähnlich, wie ich es bei *Ep. Gösswaldi* feststellen konnte. In den gemischten Kolonien von *Ep. Ravauxi* + *Leptothorax unifasciatus* wurden dagegen auch befruchtete Königinnen der Wirtsameisen gefunden. Wir haben also hier den Fall vor uns, daß die Wirtsameisenkönigin nicht bzw. nicht mehr getötet wird, wenn die Beobachtungen von RAVAUX (ANDRÉ 1896) auf Richtigkeit beruhen und es sich wirklich bei seinen Funden um befruchtete Königinnen handelt (vgl. die ergatoiden *unifasciatus*-Weibchen bei *Ep. Gösswaldi*). ANDRÉ (1896) hält die Beziehungen dieser Art zu den *Leptothorax* für ein Gastverhältnis, mit wahrscheinlich den gleichen Gewohnheiten, wie sie zwischen dem (damaligen) Artgenossen *Formicoxenus nitidulus* und *Formica rufa* und *pratensis* bestehen, nach meiner Ansicht aber mit Unrecht. Man muß wohl trotz des Vorkommens einer Königin der Wirtsameisen (wenn es sich um eine solche handelt) *Ep. Ravauxi* als eine parasitische Ameise bezeichnen; denn eine arbeiterlose Ameise kann natürlich nie ein selbständiger Gast sein, sondern stellt vielmehr die höchste Stufe der parasitären Degeneration dar. Ein weiterer Grund dagegen, daß man das Verhältnis zwischen *Ep. Ravauxi* und *Leptothorax* als Gastverhältnis bezeichnet, ist der, daß die Species schon bei der Koloniegründung von den Wirtsameisen abhängig ist und als arbeiterlose Form auch nie eine Kolonie zu gründen imstande ist. Bei myrmecophilen Ameisenarten dagegen muß man eine selbständige Koloniegründung voraussetzen (WASMANN 1909a). Sobald ferner eine Ameise ihre Brut von der Ameisenart, bei der sie lebt, aufziehen läßt und sogar aufziehen zu lassen gezwungen ist, liegt ein echter Parasitismus vor. Daran ändert auch die Anwesenheit befruchteter Weibchen der Wirtsameisen nichts. Falls es sich wirklich um solche handeln sollte, ist sie hier wahrscheinlich sogar ein weiterer Schritt der Degeneration, welche sich von den *Epimyrma*-Arten mit rudimentärem Arbeiterstand bis hierher verfolgen läßt. Auf früheren Entwicklungsstadien wird die Königin getötet, während *Ep. Ravauxi* hierzu die Kraft bzw. den Instinkt eingebüßt hätte.

Die einzelnen Species der Gattung *Epimyrma* geben somit alle nur Aufschluß darüber, wie die Weiterentwicklung des Parasitismus bei *Ep. Gösswaldi* vor sich gehen wird. Auf einer tieferen Stufe der Abhängigkeit von den Wirtsameisen steht *Formicoxenus nitidulus* mit einem Gastverhältnis, ähnlich wie bei *Leptothorax emersoni* + *Myrmica brevinodis*[1]. Bei *Harpagoxenus sublaevis*, die ebenfalls verwandschaftliche Beziehungen zu haben scheint, sind dulotische Instinkte unverkennbar. Die dulotische Richtung, eine Entwicklung des Parasitismus auf der Grundlage einer ursprünglichen Sklaverei (bei *Harpagoxenus* wahrscheinlich nicht) möchte ich bei *Ep. Gösswaldi* ausgeschaltet wissen. Ursprünglich dulotische Ameisen haben in der Regel ungezähnte, sichelförmige Mandibeln. Bei *Ep. Gösswaldi* sind zwar auch die vordersten Zähne besser ausgebildet, als wirksame Waffe gegen die *Leptothorax*-Weibchen, aber im ganzen genommen muß man von einem gezähnten Kaurand der Mandibeln sprechen. Die Art und Weise, wie das parasitische Weibchen in die *Leptothorax*-Kolonien eindringt, hat zwar etwas Kriegerisches an sich, aber die Tötung der Königin bedeutet noch lange keine Dulosis. Zudem tritt bei der Weiterentwicklung der gemischten Kolonien das parasitische Moment sehr in den Vordergrund.

Nachdem nun eine vorhergehende Dulosis nicht gut möglich ist, bleibt weiter die Frage, ob unsere gemischten Kolonien aus einer ursprünglichen parasitischen Einmietung oder aus einer parasitären Degeneration eines ursprünglichen Gastverhältnisses entstanden sind. Für beide Annahmen spricht die Friedfertigkeit der Wirtsameisen, für letztere noch insbesondere der Umstand, daß wir bei der nahe verwandten *Formicoxenus nitidulus* tatsächlich noch ein Gastverhältnis haben. Ganz friedlich mag indessen die Entwicklung zum vollendeten Parasitismus nicht abgelaufen sein, wofür jetzt noch das Verhalten des parasitischen Weibchens bei der Tötung der Wirtsameisenkönigin spricht. Die Weiterentwicklung, welche der Species *Ep. Gösswaldi* bevorsteht, wenn man auf Grund von Erfahrungen bei anderen Species Schlüsse ziehen darf, wurde bereits kurz angedeutet. Die instinktmäßige und zahlenmäßige Degeneration des Arbeiterstandes und das Vorkommen arbeiterloser *Epimyrma*-Arten läßt den Schluß zu, daß auch *Ep. Gösswaldi* mit der Zeit arbeiterlos wird.

[1] In neuester Zeit konnte ich feststellen, daß *Formicoxenus* von ihrem Wirt *Formica pratensis* tatsächlich gefüttert wird und zwar in ähnlicher Weise wie *Leptothorax emersoni* von *Myrmica brevinodis* (nach ESCHERICH 1917). Ich werde später über das Gastverhältnis zwischen *Formicoxenus* und *Formica pratensis* ausführlich berichten.

Für die Entstehung arbeiterloser Parasiten erwähnt WASMANN (1915) noch die Möglichkeit einer Mutation. Hierbei würden die arbeiterlosen, parasitischen Arten auf direktem Wege entstanden sein, ohne jemals eine eigene Arbeiterkaste besessen zu haben, seitdem sie sich von ihrer Stammart abgetrennt haben. Dieser Modus dürfte aber bei den arbeiterlosen *Epimyrma*-Arten kaum in Betracht kommen, da andere Species dieser Gattung einen, wenn auch rudimentären Arbeiterstand besitzen, so daß die Vermutung naheliegt, daß auch die jetzt arbeiterlosen *Ep. Ravauxi* und *Vandeli* ursprünglich einen Arbeiterstand besessen haben und nicht ihre Existenz einer sprunghaften Entstehung einer heteromorphen Weibchenform verdanken.

Zum Schluß möchte ich noch über einen Parasiten (*Mermis*) berichten, den ich im Abdomen einer Königin von *Ep. Gösswaldi* gefunden habe. Ich stellte die Infektion erst nachträglich an einem Balsampräparat fest, da die Königin keinerlei Formveränderungen aufwies. Die Kolonie, welcher die infizierte Königin entnommen wurde, enthielt auch eine Anzahl von *Epimyrma*-Arbeitern. Wenn es sich nicht um ein nachträglich in die gemischte Kolonie zugewandertes *Epimyrma*-Weibchen handelt, hat die Königin schon eine Staatengründung hinter sich, und die im Nest befindlichen *Epimyrma*-Arbeiter würden von ihr abstammen. Die Infektion muß dann erst nachträglich per os erfolgt sein. Außer bei dieser parasitischen Ameise konnte ich die Infektion noch bei 19 anderen Ameisenarten feststellen (vgl. auch K. GÖSSWALD 1929 u. 1930).

Als Ergebnis der biologischen Untersuchungen ist zusammenfassend festzustellen: *Epimyrma Gösswaldi* MENOZZI, eine neue Species einer Gattung, die bisher noch nicht in Deutschland gefunden worden war, ist eine parasitische Ameise, die stets in gemischten Kolonien bei *Leptothorax tuberum unifasciatus* und *tuberum nigriceps* lebt. Zwecks Koloniegründung dringt das parasitische Weibchen in eine *Leptothorax*-Kolonie ein, sucht hier die Arbeiter für sich zu gewinnen, tötet dagegen deren Königin und wird an Stelle der getöteten Rivalin von dem verwaisten Volk adoptiert. Die Lebensweise der Ameise stellt einen obligatorischen Sozialparasitismus in dauernd gemischten Kolonien dar. Sie ist vollständig abhängig von den Wirtsameisen, angefangen von der Koloniegründung bis zum Fortbestand des Individuums, der Kolonie und der Art. Als wahrscheinlicher Ausgangspunkt des Parasitismus, auch der anderen Species der Gattung *Epimyrma*, ist die ursprüngliche parasitäre Einmietung bei den Wirtsameisen oder parasitäre Degeneration eines ursprünglichen Gastverhältnisses mit letzteren anzusehen.

Literatur.

André, Ern., 1896: Description d'une nouvelle Fourmi de France (Ep. Ravauxi). Bull. soc. ent. France, p. 367.

Emery, C., 1895: Sopra alcune Formiche della Fauna mediterranea (Ep. corsica). Mem. d. R. Accad. d. Sc. d. Istit. d. Bologna. Ser. 5. T. 5. Sc. Nat., p. 68.

— 1908: Beiträge zur Monographie der Formiciden des paläarktischen Faunengebietes. IV. Teil. Deutsche ent. Zeitschr. Heft 5.

— 1909: Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmecophilen Ameisen. Biol. Zentralbl. 29.

— 1915: Contributio alla conoscensa della Formiche delle isole italiane et Descricioni di forme mediterrane nuova et critiche (Ep. n. gen., Ep. Kraussei n. sp., p. 263). Annal. Mus. Stor. nat. Genova (3). Vol. 6 (46).

Escherich, K., 1917: Die Ameise. Braunschweig.

Gösswald, K., 1929: Brachyptere Mermithogynen von Lasius alienus, gefunden in der Umgebung von Würzburg. Zool. Anz. Bd. 84. Heft 7/8.

— 1930: Weitere Beitrage zur Verbreitung der Mermithiden bei Ameisen. Zool. Anz. Bd. 89.

Menozzi, C., 1921: Formiche dei diutorni di Sambiase di Calabria (Ep. Foreli n. sp., p. 29). Boll. Lab. Zool. Portici. 15.

Santschi, F., 1927: Notes myrmecologiques. 1. Sur quelques nouvelles Fourmis de France (Ep. Vandeli n. sp., p. 126). Bull. soc. ent. France.

Vandel, A., 1926: Fourmis françaises raires et peu connues (Ep. Ravauxi 1926 = Ep. Vandeli Santschi 1927, p. 197). Bull. soc. ent. France.

— 1927: Observations sur les mœurs d'une Fourmi parasite: Epimyrma Vandeli Santschi. Bull. soc. ent. France.

Wasmann, E., 1909a: Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen. Biol. Zentralbl. 29.

— 1909b: Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg. Archives Trimestrielles publiées par la section des sciences naturelles, physiques et mathématiques, Luxembourg.

— 1915: Gesellschaftsleben der Ameisen. Munster i. W.

Das Ohrlabyrinth der Elasmobranchier.

Von

Cl. F. Werner.

(Aus der Universitäts-Ohrenklinik Hamburg, Eppendorfer Krankenhaus.)

Mit 48 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung.

Die anatomische und physiologische Erforschung des Ohrlabyrinthes hat sich bisher vorwiegend auf wenige Species beschränkt, um das Wesentliche in Bau und Funktion zu erkennen. Der Formenreichtum anderer Species, soweit sie überhaupt bekannt waren, er-

schien von diesem Standpunkt aus mehr als schmückendes Beiwerk. Die intensive Untersuchung hat uns auch zweifellos enorm gründliche Kenntnisse von den wenigen bevorzugten Experimentaltieren verschafft. Aber es ist nicht möglich, an wenigen Objekten zu unterscheiden, was »wesentlich«, d. h. für alle Wirbeltierlabyrinthe gültig, und was eine »nebensächliche« Formbesonderheit ist. Denn es gibt in der Natur kein allgemeines Labyrinth, sondern nur die besonders geformten Labyrinthe vieler Arten. Deshalb können wir das Labyrinth nur dann völlig verstehen lernen, wenn die bisherige Arbeitsweise durch eine extensive Erforschung vieler Tierspecies ergänzt wird, d. h. durch vergleichende Morphologie und vergleichende Physiologie auf ganz breiter Basis. Die folgende Bearbeitung der Haie, Rochen und Chimären ist ein Versuch, den Formenreichtum einer systematischen Gruppe in diesem Sinne auszuwerten.

Voraussetzung dazu ist in erster Linie eine selbständige Behandlung dieser Gruppe. Die Labyrinthe der Säugetiere, besonders die der viel untersuchten Nagetiere (Kaninchen, Meerschweinchen) und Raubtiere (Hund, Katze) sind im Prinzip ziemlich gleichartig gebaut. Man hat nun für die »niederen« Wirbeltiere offenbar dasselbe vorausgesetzt. Die nach dem Labyrinth des Menschen und der Säugetiere geschaffenen Begriffe und Bezeichnungen wurden unbedenklich auf das der übrigen Wirbeltiere übertragen, obwohl sie hier zum Teil ihren Sinn verlieren (z. B. Vestibularapparat, Cochlea, Canales semicirculares, Pars superior und inferior). Es ist notwendig, das Labyrinth der »niederen« Wirbeltierformen ganz unabhängig von dem der Säugetiere zu untersuchen und möglichst von der ungeeigneten und häufig irreführenden Nomenklatur zu befreien. Umgekehrt ermöglicht das Labyrinth der Haie und Rochen, dank seiner enormen Variabilität, allgemein gültige Folgerungen. Und aus der vergleichenden Betrachtung heraus erscheint das menschliche Labyrinth, das bisher Ausgangspunkt und Endziel der Forschung war, lediglich als Sonderfall in der Formenfülle.

Bisherige Arbeiten.

In der Literatur ist eine ganz Reihe von Labyrinthbeschreibungen zu finden, aber sehr weit verstreut und zum großen Teil ohne inneren Zusammenhang. Sie sind auch sehr ungleichwertig, gelegentlich sogar widersprechend (z. B. vom Eishai). Die Arbeiten alterer Autoren (vor Retzius) enthalten noch über sehr wichtige Grundverhältnisse Unklarheiten. Überdies geben manche Autoren nur eine verallgemeinernde Beschreibung »des« Hailabyrinths, die sich natürlich auch nur auf eine oder wenige Arten gründen kann. Die Literatur vor Retzius kann ich daher größtenteils nicht berücksichtigen. Retzius selbst hat (1881)

nur von drei Haien und vier Rochen Beschreibungen gegeben. Die auf diese geringe Zahl gegründete Darstellung von BROCK (1926) ergibt daher kein ganz zutreffendes Gesamtbild. Von den neueren Autoren (AYERS, DANIEL, GOODEY, LLOYD und SHEPPARD, STEWART u. a.) erreicht keiner die vorbildliche Exaktheit und Gründlichkeit des Altmeisters RETZIUS. Ja noch in den neuesten Arbeiten scheint selbst über einfache Homologieverhaltnisse Unklarheit zu bestehen. So bezeichnet PORTMANN (1920) den Recessus utriculi als Lagena, KOLMER und EISSINGER (1925) die Lagena als Sacculus. Trotz solcher Mängel ist es notwendig, die bisherigen Arbeiten ausgiebig zu verwerten, da es schwierig ist, Material von größeren und selteneren Haien und Rochen zu beschaffen. Ferner ist es gerade vorteilhaft, daß die Autoren ihre Objekte verschiedenen geographischen Gebieten entnommen haben, z. B. DANIEL der pazifischen, AYERS der atlantischen Küste von Amerika, TAFANI dem Mittelmeer, andere europäische Autoren dem Atlantik und der Nordsee usw. Leider ist es in manchen Fällen infolge ungenauer Namengebung nicht möglich, die Art zu identifizieren.

Material.

Nur einen Teil der vorhandenen Beschreibungen konnte ich an neuem Material nachprüfen. Einige weitere Beschreibungen kann ich als neu hinzufügen, wodurch manche wichtige Ergänzung möglich war. Die Beschaffung des Materials verdanke ich einer sehr vielseitigen Unterstutzung. Das Material von *Raja batis* und *clavata* sowie von *Galeus canis* stammt von der Biologischen Anstalt auf Helgoland, das von *Scyllium* und *Torpedo* von der Zoologischen Station Neapel. Reiches Material von *Spinax, Pristiurus, Chimaera, Raja fullonica* und *oxyrhynchus* habe ich an der Biologischen Station auf Herdla bei Bergen (Norwegen) gesammelt, wofür ich Herrn Prof. BRINKMANN und Herrn Dr. SVEN RUNNSTROM zu großem Dank verpflichtet bin. Herr Prof. BRINKMANN gestattete mir, das von ihm herauspraparierte Labyrinth von *Selache* im Museum zu Bergen zu studieren. Herr Prof. JAGERSKJOLD und Herr Dr. HENRICI machten mir die schöne Sammlung von Labyrinthen (unter anderem von *Alopecias, Laemargus, Raja batis*) im Naturhistorischen Museum zu Göteborg in Schweden zugänglich. Schließlich möchte ich erwähnen, daß mir Herr Prof. EHRENBAUM (Hamburg) manche Anregung zuteil werden ließ und Herr Prof. DUNCKER (Hamburg) mit der Klarung der systematischen Nomenklatur mir eine sehr wertvolle Hilfe geleistet hat. Ich spreche allen, die mich unterstützt haben, meinen herzlichsten Dank aus.

Methode.

Die räumlichen Verhältnisse des Elasmobranchierlabyrinths sind so kompliziert, daß nur eine Kombination verschiedener Methoden zum Ziele führt. Die Lupenpräparation muß durch mikroskopische Schnittserien ergänzt werden. Ein Teil der Präparate wurde in neutralisiertem Formol fixiert. Dabei werden zwar die einzelnen Otolithenkristalle nicht gelöst; aber die organischen Bestandteile der Otolithenmasse verlagern sich und schrumpfen. Die Präparation frischer Exemplare läßt sich daher nicht entbehren. Dagegen sind die Wände des häutigen Labyrinthes nach Härtung in Formol viel besser sichtbar als frisch oder als nach Konservierung in Alkohol. Wertvolle Aufschlüsse gewinnt man durch Aufhellen des ganzen Labyrinthes in Benzol.

Für mikroskopische Untersuchung wurden die Präparate in einem Gemisch von Kaliumbichromat, Formol und Essigsäure fixiert, meist in Celloidin eingebettet und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt, wie es im Laboratorium von Prof. WITTMAACK (Universitäts-Ohrenklinik, Hamburg) üblich ist. Einen wundervollen Einblick in die Hohlräume gewinnt man dadurch, daß man das Schneiden des Celloidinblockes dauernd mit der Binocularlupe kontrolliert. Die bei schrittweiser Eröffnung der Hohlräume angefertigten Zeichnungen erleichtern oder ermöglichen erst das Verständnis der mikroskopischen Schnittserie. Ich habe natürlich auch nach Möglichkeit Schnittserien in verschiedenen Ebenen des Kopfes angefertigt. Leider versagt das Mikrotom bei solchen Arten, die statt der Kalkotolithen Sand oder Gesteinstrümmer enthalten. Man muß sich in solchen Fällen darauf beschränken, einzelne Teile des Labyrinths zu verwenden, aus denen man die Fremdkörper ausgewaschen hat. Diese Erfahrungen hat schon NISHIO (1926) gemacht.

Dem Beispiel von RETZIUS und vielen anderen Autoren folgend, habe ich in den Zeichnungen stets das rechte Labyrinth dargestellt, und zwar durchsichtig gedacht, so daß die laterale oder die mediale Ansicht genügt. Die Abbildungen anderer Autoren habe ich in die gleiche Strichführung übertragen, da die technische Verschiedenartigkeit der Darstellung das Verständnis wesentlich erschwert. Die Signaturen zur Kennzeichnung der Darstellungsebene habe ich in einer früheren Arbeit (1928) erklärt.

II. Spezieller Teil: Beschreibung der Labyrinthe in systematischer Ordnung.

Allgemeine Charakteristik der Elasmobranchier.

Die Haie, Rochen und Chimären haben wie die übrigen Fische weder ein äußeres Ohr noch ein Mittelohr. Die »inneren Ohren« oder Labyrinthe sind in Knorpelkapseln eingeschlossen, die am Hinterende des Schädels beiderseits dicht neben der Medulla oblongata liegen. Das Vorderende der Labyrinthkapsel wird durch den Austritt des Trigeminus und Facialis aus dem Schädel, das Hinterende durch den Austritt des Vagus bestimmt. Der Glossopharyngeus läuft häufig durch die Labyrinthkapsel hindurch.

Das häutige Labyrinth ist vom Gehirn meist durch eine Knorpelwand, seltener nur durch eine Bindegewebsmembran getrennt. Im Unterschied zu allen übrigen Wirbeltieren ist das häutige Labyrinth durch den Ductus endolymphaticus in offener Kommunikation mit der Außenwelt. Außerdem befindet sich in der Labyrinthkapsel dorsal meist ein Fenster, das durch eine Membran verschlossen ist und als Fenstra ovalis (vestibuli) oder als Tympanalöffnung beschrieben wurde (HOWES 1883). Es mündet in bindegewebige Hohlräume unter der Haut.

Das membranöse Labyrinth (Abb. 1) besitzt im Prinzip die gleichen Teile wie das der höheren Wirbeltiere: drei Bogengänge mit je

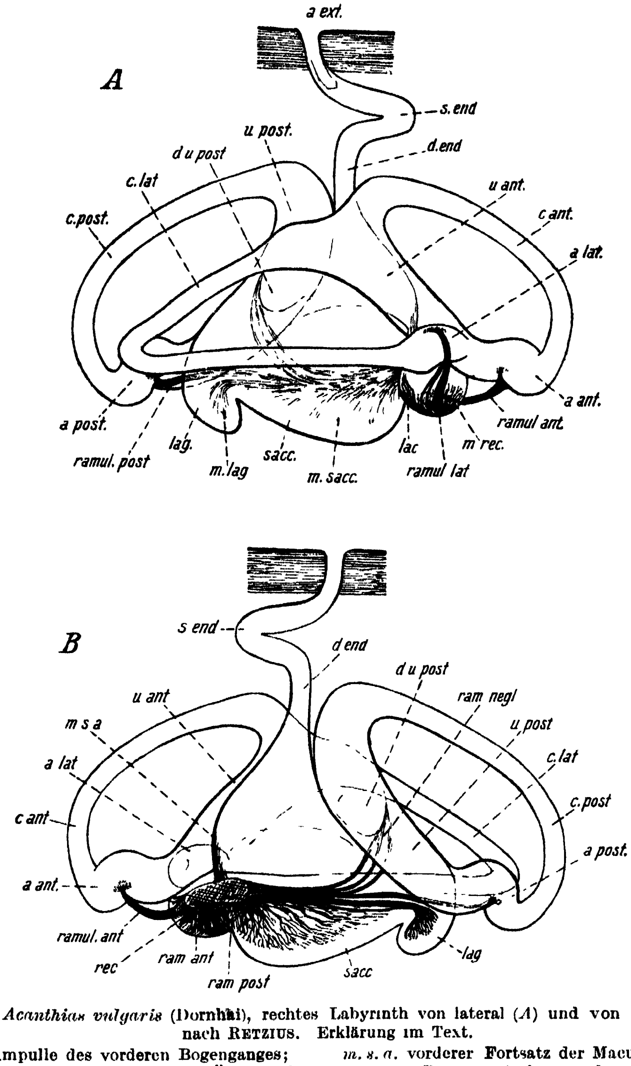


Abb. 1. *Acanthias vulgaris* (Dornhai), rechtes Labyrinth von lateral (*A*) und von medial (*B*), nach RETZIUS. Erklärung im Text.

a. ant. Ampulle des vorderen Bogenganges;
a ext. Apertura externa, äußere Öffnung des Ductus endolymphaticus;
a. lat. Ampulle des lateralen Bogenganges;
a. post. Ampulle des hinteren Bogenganges;
c. ant. Canalis anterior, vorderer Bogengang;
c. lat. Canalis lateralis, seitlicher Bogengang;
c post. Canalis posterior, hinterer Bogengang;
d. end. Ductus endolymphaticus;
d. u. post. Ductus utriculo-saccularis posterior;
lac. Lacinia, Zipfel der Macula utriculi;
lag. Lagena;
m. lag. Macula lagenae;
m. rec. Macula (recessus) utriculi;
m. sacc. Macula sacculi;
m. s. a. vorderer Fortsatz der Macula sacculi;
ram. ant. Ramus anterior, vorderer Zweig des Nervus octavus;
ram. post. Ramus posterior, hinterer Zweig des Nervus octavus;
ram. negl. Ramulus neglectus, Nervenzweig der Macula neglecta;
ramul. ant. Nervenzweig der vorderen Ampulle;
ramul. lat. Nervenzweig der lateralen Ampulle;
ramul. post. Nervenzweig der hinteren Ampulle;
sacc. Sacculus;
s. end. Saccus endolymphaticus;
u. ant. Utriculus anterior;
u. post. Utriculus posterior.

einer Ampulle, Recessus utriculi, Sacculus mit Ductus endolymphaticus, Lagena (das Homologon der Cochlea). Die dem Utriculus entsprechenden zentralen Räume sind bei den Haien und Rochen jedoch wesentlich komplizierter gebaut. Durch eine vertikale Spaltung des Sinus superior utriculi sind zwei Räume entstanden, die nach STEWARTS Nomenklatur als Utriculus anterior (*u. ant.*) und Utriculus posterior (*u. post.*) zu bezeichnen sind. Der vordere steht nur mit dem vorderen und dem lateralen Bogengang (*c. ant.* und *lat.*) in Verbindung und bildet für beide gewissermaßen ein »Crus commune«. Der hintere Utriculus bildet zusammen mit dem hinteren Bogengang (*c. post.*) einen geschlossenen Ring, der mit dem übrigen Labyrinth nur in lockerem Zusammenhang steht. Form und Lagebeziehungen beider Utriculi, ferner Form, Lage und relative Länge der Bogengänge wechseln bei den einzelnen Arten in hohem Grade. Zwischen die laterale Ampulle (*a. lat.*) und den Utriculus anterior ist meist eine Röhre eingeschaltet, die gelegentlich sogar enger ist als der zugehörige Bogengang.

Der Recessus utriculi (*rec.*) ist ein rundliches oder elliptisches Säckchen, etwas kleiner oder größer als die vordere Ampulle. Er ist zum Unterschied zu dem aller übrigen Wirbeltiere vom Hohlraum der vorderen Ampulle (*a. ant.*) und dem Sinus anterior utriculi, unter dessen Vorderende er liegt, mehr oder minder weit durch Scheidewände abgegliedert. Dagegen ist er fast immer in Kommunikation mit dem Sacculus.

Der Sacculus (*sacc.*) kommuniziert mit dem Utriculus posterior direkt durch ein Loch oder eine Röhre verschiedenen Durchmessers (Ductus utriculo-saccularis posterior, *d. u. post.*; ausnahmsweise verschlossen), mit dem Utriculus anterior entweder direkt durch eine Spalte oder nur auf dem Umwege durch den Recessus utriculi. Form, Größe und Lage des Sacculus variieren sehr. Meist setzt sich der Sacculus medial unter kegelförmiger Erweiterung dorsalwärts direkt in den Ductus endolymphaticus (*d. end.*) fort. Ausnahmsweise teilt sich der Ductus endolymphaticus wie bei den Säugetieren ventral in zwei kurze Röhren, von denen die eine sich in den Sacculus erweitert, die andere zum Recessus utriculi bzw. Utriculus führt. Am Saccus endolymphaticus sitzt häufig ein kleiner Muskel an.

Dorsalwärts tritt der Ductus endolymphaticus durch das Schädeldach, selten geradlinig zur Hautöffnung (Apertura externa, *a. ext.*) emporsteigend, meist im Anfang nach vorn oder hinten umgebogen oder eine bzw. zwei Schleifen bildend. In den meisten Fällen ist er zu einem Saccus endolymphaticus (*s. end.*) erweitert. Die Aperturae ex-

ternae sind meist sehr eng und liegen auf der Kopfoberfläche ziemlich nahe nebeneinander.

Die Lagena (*lag.*) ist eine Aussackung am hinteren, unteren Ende des Sacculus, mit diesem in weiter Kommunikation. Die Art ihrer Abgliederung vom Sacculus variiert sehr und ist ganz anders als bei den Knochenfischen.

Von den Ampullen ist meist die hintere am größten, die laterale am kleinsten. Von den Kanälen ist fast immer der laterale am engsten. Die relative Länge der Kanäle variiert dagegen sehr.

Von Sinnesendstellen (Sensulae) sind sieben unterscheidbar: drei Cristae in den Ampullen der Bogengänge und vier Maculae: M. utriculi, sacculi, lagenae und neglecta. Die Macula (recessus) utriculi (*m. rec.*) bedeckt Boden, laterale und vordere Wand des Recessus utriculi und hat öfters den hinteren Dorsalfortsatz, den viele Knochenfische besitzen (Lacinia, *lac.*). Die Macula sacculi (*m. sacc.*) zieht sich meist lang und sehr schmal am Boden des Sacculus hin und ist häufig vorn dorsalwärts in einen Fortsatz (*m. s. a.*) verlängert, der bis an die Öffnung des Recessus utriculi reicht und dessen Macula berühren kann. Die Macula lagenae (*m. lag.*) ist gelegentlich noch mit der Macula sacculi breit verbunden, oft in Berührung mit ihr, seltener ganz frei. Ihre Form ist sehr variabel. Die Macula neglecta ist klein, einfach oder zweiteilig. Sie befindet sich im Ductus utriculo-saccularis posterior, meist in dessen oberer Region, selten am saccularen Ende oder gar auf die Sacculuswand verschoben.

Am Nervus octavus sind die beiden Hauptabteilungen, Ramus anterior (*ram. ant.*) und Ramus posterior (*ram. post.*) im allgemeinen gut unterscheidbar. Das übliche Schema, nach dem sich der Ramus anterior in je einen Zweig zur vorderen Ampulle (*ramul. ant.*), zum Recessus utriculi und zur lateralen Ampulle (*ramul. lat.*) aufteilen soll, ist jedoch nicht immer anwendbar. Der Zweig der lateralen Ampulle ist oft in zwei oder mehr Stränge aufgespalten, die sich anfangs den Fasern der Macula utriculi anschließen. Am Ramus posterior ist der zur Ampulla posterior durchgehende kräftige, lange Strang am auffälligsten (*ramul. post.*). Von ihm zweigt nach oben der Ramulus neglectus (*ram. negl.*) und eventuell ein Bündel zum Dorsalfortsatz der Macula sacculi (*m. s. a.*), nach unten die Fasern zum Hauptteil der Macula sacculi und zur Macula lagenae ab. Im einzelnen können Abzweigungsweise und relative Dicke der Nerven sehr variieren. Zum Beispiel ist der Ramulus neglectus einfach, zwei- oder mehrteilig, meist dünn und lang, in einem Falle aber der kräftigste von allen Nervenzweigen des Labyrinths.

Die Otolithenmasse besteht aus vielen kleinen Kalkkristallen, deren Form je nach der Species verschieden sein kann. Die Masse in Sacculus und Lagena hängt oft zusammen, auch da, wo die Maculae getrennt sind. Mehrere Arten besitzen statt der Kalkkristalle fremdes Material (Gesteinstrümmer, Sand), das nur durch den Ductus endolymphaticus von außen aufgenommen sein kann.

1. Ordnung: Holocephali.

Chimaera monstrosa L. (Seeratte).

Beschreibung und Abbildungen bei Retzius (1881). Material aus Helgoland und aus Herdla (Gesamtlänge etwa 90 cm bis zum Ende des Schwanzfadens). Abb. 2.

Der Utriculus, im Unterschied zu dem der Haie und Rochen einheitlich, verläuft als dickes, lateral zusammengedrücktes Rohr von der vorderen zur hinteren Ampulle. Sinus superior ebenfalls einheitlich, dick, hoch, in der Mitte etwas nach vorn umgeknickt, dorsal in einem großen Zipfel (Apex) endigend, davor jedoch eine Strecke weit, entsprechend den Einmündungen der vertikalen Bogengänge gespalten. Am Boden des Utriculus befindet sich eine Längsspalte mit dicken, wulstigen, gewellten Rändern, die größtenteils einander dicht berühren. Am Vorderende bleibt jedoch eine Öffnung (Ductus utriculi) und hinten eine rundliche, kurze, gekrümmte Röhre zum Sacculus frei. Diese Röhre faßt Retzius fälschlich als Homologon des Canalis utriculo-saccularis der Säugetiere auf, weil an ihm die kleine ovale Macula neglecta liegt.

Der Sacculus ist mäßig groß, längsoval, mit der Längsachse eigentümlicherweise von hinten oben nach vorn unten gerichtet. Er reicht weit unter das Niveau der Ampullen, liegt ganz ventral vom Utriculus und berührt vorn oben den Recessus utriculi mit breiter Fläche. An seinem Dach liegt eine große, breitovale Öffnung (Apertura utriculosaccularis): ihr vorderes Ende führt in den Recessus utriculi, ihr hinteres Ende fällt mit der kurzen Röhre zusammen, die das Hinterende der geschilderten Spalte bildet. Die Macula sacculi hat vorn einen langen, nach oben gekrümmten Fortsatz, der vermutlich dem Dorsalfortsatz vieler Haie (*Spinax*, *Pristiurus*) entspricht. Im übrigen bildet sie mit der Macula lagenae eine einheitliche Sinnesepithelfläche mit gemeinsamer Innervierung und zusammenhängender Otolithenmasse. Eine gesonderte Lagena fehlt ebenfalls.

Recessus utriculi unregelmäßig oval, etwas größer als eine Ampulle, weit lateralwärts ausgebuchtet, kommuniziert wie dargelegt mit Utri-

culus und Sacculus, ist aber von den Einmündungen der vorderen und lateralen Ampulle völlig getrennt.

Der Ductus endolymphaticus mündet in den Sacculus mit kleiner länglicher Öffnung unmittelbar medial von der Apertura utriculosaccularis. Er steigt vorn an der Medialwand des Sinus superior nach oben hinten, macht dessen Knickung mit, verdickt sich und führt dann als dünnes Rohr dicht neben dem der anderen Seite fast geradlinig zu der engen Hautöffnung. Seine Ausdehnung oberhalb der Bogengänge entspricht fast der ganzen Höhe des Labyrinths.

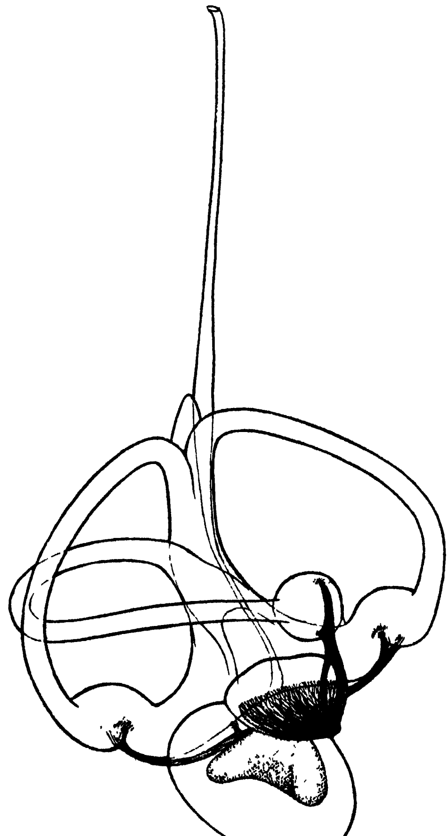


Abb. 2. *Chimaera monstrosa*, rechtes Labyrinth von lateral. Sacculus-Lagena-Otolith punktiert.

Die beiden vertikalen Bogengänge sind etwa gleichlang und gleichmäßig gekrümmt. Ihre Ebenen stehen fast genau im rechten Winkel, ihre oberen Einmündungen ins Crus commune aber spitzwinklig zueinander. Der laterale Bogengang ragt mit seiner kaudalen Krümmung weit durch den Innenraum des hinteren Bogenganges hindurch, und zwar hoch über der hinteren Ampulle. Der mediale Schenkel ist jedoch schräg nach vorn abwärts gerichtet und mündet sehr weit vorn an der Basis des Sinus superior utriculi.

Die Ampullen sind groß; die laterale ist am kleinsten und liegt ein Stück oberhalb des Recessus utriculi. Der Nervenzweig der lateralen Ampulle läuft an der Vorderwand des Recessus nach oben und ist häufig in zwei oder drei Stränge aufgespalten. Die Fasern der Macula sacculi gehen zwischen Ramus posterior und

anterior bzw. von den Wurzeln beider ab. Ramulus neglectus ganz kurz und dick.

Otolithen kugelig mit konzentrischen Ringen.

Das Labyrinth ist vom Gehirn nur durch eine Bindegewebsmembran geschieden und von der Schädelhöhle her zum großen Teil sichtbar. Das Labyrinth als Ganzes ist dorsoventral stark ausgedehnt, etwa so hoch wie lang. Das Exemplar, nach dem die Zeichnung (Abb. 2) angefertigt ist, mißt 20,5 mm vom vorderen bis zur hinteren Krümmung des lateralen Bogenganges.

2. Ordnung: Selachoidei (Haifische).

Das Labyrinth der Haifische unterscheidet sich von dem der *Chimaera* durch seinen komplizierteren Bau. Utriculus anterior und posterior und ihre Kommunikationen mit dem Sacculus sind fast immer völlig getrennt, die Lagena nebst ihrer Macula mehr oder minder deutlich vom Sacculus abgegliedert, der Ductus endolymphaticus in wechselnder Weise gekrümmt. Im übrigen kann für die Haie die allgemeine Charakteristik der Elasmobranchier gelten, da die Labyrinthe der einzelnen Species und Familien in außerordentlich hohem Grade variieren. Auch die Abgrenzung von den Rochen ist nur schwer durchführbar (siehe 521–522).

Von den Familien der *Pristiophoridae* und *Rhinodontidae* sind keine Labyrinthe bekannt.

1. Familie: Notidanidae (Kammzähner).

Gemeinsame Merkmale von *Notidanus griseus* und *Heptanchus maculatus*: Die beiden Utriculi sind innerlich und äußerlich völlig voneinander getrennt. Das wird besonders dadurch auffällig, daß sie am dorsalen Ende divergieren, und daß die von dort in weitem Bogen abgehenden vertikalen Bogengänge ihren höchsten Punkt in größerer Entfernung davon erreichen. Die Utriculi sind dicker als die Bogengänge. Der konisch in den Sacculus übergehende Ductus endolymphaticus ist teilweise zwischen die beiden Utriculi geschoben. Der Utriculus anterior liegt sehr schräg und nimmt das hintere Ende des lateralen Bogenganges sehr weit oben auf. Recessus utriculi sehr klein, kugelig, von der vorderen Ampulle durch eine sehr tiefe Einfaltung getrennt und mehr oder minder weit von ihr entfernt. Lagena nur wenig vom Sacculus abgesetzt. Ampullen relativ groß. Der hintere Kanalring bedeutend größer als der vordere. Ramulus neglectus einfach.

Notidanus (*Hexanchus*) *griseus* L.

Die Art kommt im Atlantischen Ozean vor. Beschreibung und Abbildung des Labyrinths von STEWART (1905). Abb. 3.

Die vertikalen Bogengänge beschreiben je einen sehr gleichmäßigen, hohen Bogen und sind relativ sehr dünn. Der laterale Bogengang mündet in den Utriculus anterior mit einer sehr starken Erweiterung. Oberhalb seiner Einmündung verjüngt sich der U. anterior und geht ohne Grenze in den vorderen Bogengang über. Ähnlich ist auch der Übergang des U. posterior in den hinteren Kanal. Vom U. posterior führt eine ziemlich lange und mäßig weite Röhre

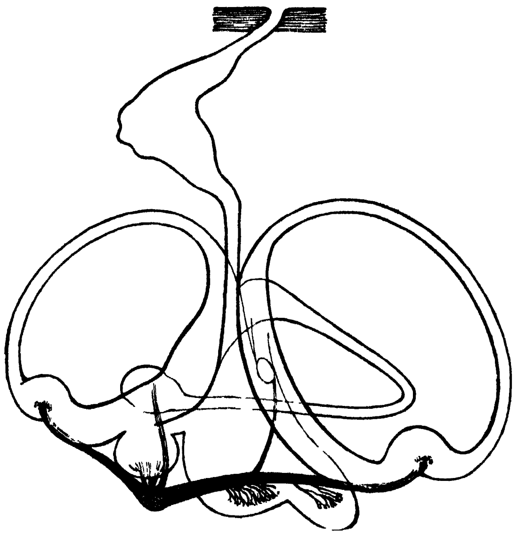


Abb. 3. *Notidanus griseus*, rechtes Labyrinth von medial, nach STEWART.

nach unten in den Sacculus. Am Boden des U. anterior ist eine breite Öffnung (»Ductus utriculi«) in den Recessus utriculi, und von dessen hinterem oberen Ende führt eine Röhre in den Sacculus. Eine direkte Kommunikation von U. anterior und Sacculus gibt es nicht. Der Sacculus ist relativ sehr klein und geht dorsalwärts unmerklich in den Ductus endolymphaticus über. Dieser verengt sich noch im Bereich des Labyrinths sehr, erweitert sich aber oberhalb der Bogengänge zu einem beträchtlich großen Saccus endolymphaticus, der etwa im rechten Winkel nach vorn springt. Die Entfernung der Kopfoberfläche von den Bogengängen beträgt etwas mehr als die Hälfte der Labyrinthhöhe. Ramulus neglectus sehr lang, fast vertikal laufend.

Heptanchus (*Notidanus*) *maculatus* AYRES.

Die Art kommt im Pazifischen Ozean vor. Abbildung und knappe Beschreibung des Labyrinths bei J. F. DANIEL (1922).

In der äußeren Erscheinung ziemlich große Unterschiede zur vorigen Art. Vor allem ist der Sacculus viel massiger und mehr dorsalwärts verschoben. Er drängt samt dem dicken Ductus endolymphaticus die beiden Utriculi weit auseinander. Dadurch erscheint das Labyrinth länger, d. h. rostrokaudal gestreckter bzw. niedriger. Der Eindruck wird dadurch verstärkt, daß das hintere Ende des lateralen Kanales mit seiner dorsalen Kontur direkt in das dorsale Ende des vorderen Kanales übergeht, so daß beide Knäle vom obersten Ende des Utriculus anterior auszugehen scheinen. Die Bogengänge sind relativ dicker als bei N. griseus, die Lagena viel kleiner. Der Ramulus neglectus ist kurz und verläuft mehr horizontal. Utriculus posterior oberhalb des Ductus utriculosaccularis posterior eigentümlich angeschwollen. Nach der Beschreibung von Daniel kommuniziert der Utriculus anterior mit dem Sacculus nur indirekt durch den Recessus utriculi. Jedoch macht die Abbildung den Eindruck, als ob die ovale Öffnung am U. anterior direkt in den Sacculus führe.

Zu den Notidaniden gehört vielleicht auch das Labyrinth, das Stewart von *Laemargus borealis* beschreibt (S. 513).

2. Familie: Chlamydoselachidae (Krausenhaie).

Chlamydoselachus anguineus Garman.

Beschreibung und Abbildung des Labyrinths von Goodey (1910) nach einem Tier von knapp 1 m Körperlänge. Abb. 4.

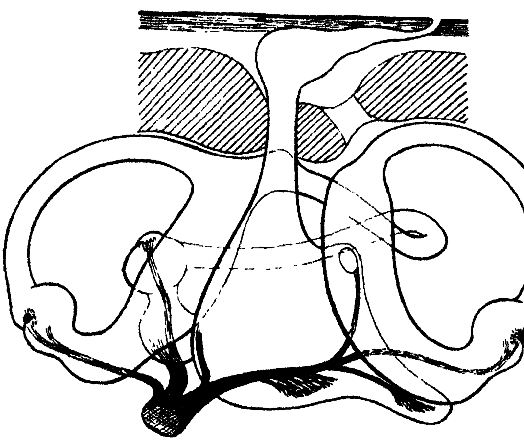


Abb. 4. *Chlamydoselachus anguineus*, rechtes Labyrinth von medial, nach Goodey.

Das Labyrinth ähnelt in wesentlichen Punkten dem der Notidanidae, insbesondere dem von *Heptanchus maculatus*, zeigt aber auch sehr viel Ähnlichkeiten mit *Echinorhinus spinosus* (S. 514).

Die beiden Utriculi sind im Innern und außerlich völlig voneinander getrennt und durch den dicken, kegelförmigen Ductus endolymphaticus soweit auseinandergeschoben wie bei keinem anderen Elasmobranchier. Da gleichzeitig

Sacculus und Lagena sehr weit hochgeschoben sind und ventralwärts kaum unter das Niveau der Bogengänge reichen, ist die rostrocaudale Ausdehnung des Labyrinthes (die Länge) etwa einseinhalb- bis zweimal so groß wie die dorsoventrale Ausdehnung (Höhe) ohne den Ductus endolymphaticus. Der letztere tritt vertikal durchs Schädeldach, erweitert sich zum Saccus endolymphaticus, der sich nach hinten erstreckt und mit sehr enger Öffnung fast unmittelbar nach außen mündet. Die dorsoventrale Ausdehnung des Ductus endolymphaticus ist außergewöhnlich gering, da die Kopfhaut dort ziemlich dicht über dem Schädel liegt.

Utriculi beide sehr breit und gut gegen die Bogengänge abgegrenzt; der vordere ziemlich sehr von der Seite zusammengedrückt, der hintere mehr zylindrisch. Utriculus posterior mit dem Sacculus durch eine kurze und relativ enge Röhre in Verbindung (Ductus utricolo-saccularis posterior). Der U. anterior kommuniziert mit dem Sacculus nur indirekt; eine spaltförmige Öffnung an seinem Boden direkt unter der Öffnung der lateralen Ampulle führt in den Recessus utriculi, eine rundliche Öffnung von diesem in den Sacculus. Recessus von der vorderen Ampulle weit entfernt und durch einen tiefen Einschnitt getrennt. Zwischen beiden ist der U. anterior ventralwärts ausgebuchtet.

Die laterale Ampulle ist von der vorderen relativ weit entfernt und mündet in den Utriculus anterior mittels einer kurzen Röhre. Der laterale Kanal verläuft im allgemeinen horizontal, ist aber hinten aufwärts gekrummt und mündet am dorsalen Ende des Utriculus anterior ebensoweit oben wie der Canalis anterior. Der hintere Kanalring ist nicht viel größer als der vordere. Die hintere Ampulle befindet sich etwa in gleicher Höhe wie die vordere.

Sacculus und Lagena sind beide groß und plump und nur sehr wenig voneinander abgegliedert. Vom Ramus posterior läuft ohne Zusammenhang mit den übrigen Nervenfasern der Macula sacculi ein kräftiger Zweig am Vorderende des Sacculus dorsalwärts. Vermutlich innerviert er eine besondere Partie der Macula sacculi. Im übrigen ist die Innervierung derjenigen von *Notidanus griseus* sehr ahnlich.

3. Familie: Cestraciontidae (Stierkopfhaie).

Gemeinsame Merkmale von *Cestracion philippi* und *francisci*: Die Labyrinthe sind von denen der anderen Haie in der äußeren Erscheinung auffällig verschieden. Das kommt vor allem daher, daß der vordere Bogengang samt seiner Ampulle ungewöhnlich weit dorsalwärts verschoben ist. Dadurch wird die dorsoventrale Ausdehnung des Labyrinths (»Höhe«) größer als die rostrokaudale Ausdehnung (»Länge«). Die Ampulla anterior kommt viel höher als die A. lateralis zu liegen und ist auch vom Recessus utriculi sehr weit entfernt. Ihr Nervenzweig läuft fast genau dorsalwärts. Der Canalis anterior geht vom oberen Ende des Utriculus anterior ohne deutliche Grenze vertikal nach oben ab und erreicht seine höchste Stelle daher weit über der des Canalis posterior. Diese eigentümliche Deformierung der vorderen Partie des Labyrinths hängt vermutlich mit der Verkürzung des ganzen Kopfes zusammen, die eine Besonderheit der Familie ist (siehe S. 558).

Die beiden Utriculi sind deutlich getrennt. Der vordere ist sehr dick und liegt schräg, der hintere ist relativ dünn und steht vertikal. Der Ductus endolymphaticus steigt mehr oder minder zwischen ihnen geradlinig nach oben und biegt erst kurz unter der Haut ein Stück nach vorn um. Größe des Sacculus und seine Kommunikationen mit U. anterior und Recessus utriculi sehr verschieden. Lagena klein, ventralwärts gerichtet, vom Sacculus nur wenig abgegliedert und von der Ampulla posterior sehr weit entfernt. Macula neglecta von den Autoren nicht erwähnt.

Cestracion philippi Bl. Schn.

Die Art kommt bei Australien vor. Beschreibung und Abbildung des Labyrinths von Stewart (1906) nach einem Exemplar von etwa 1 m Körperlänge. Abb. 5.

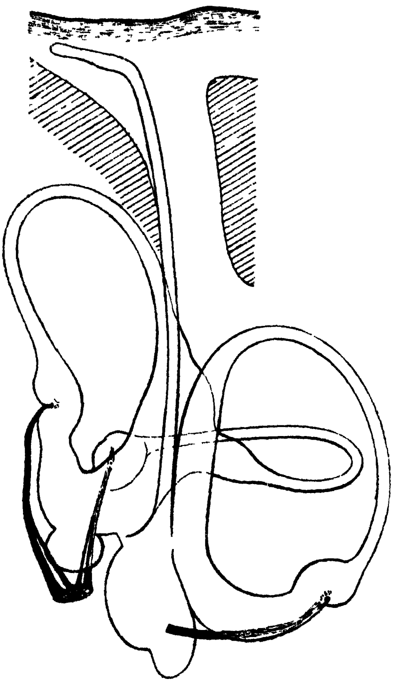


Abb. 5. *Cestracion philippi*, rechtes Labyrinth von medial, nach Stewart.

Der Ductus endolymphaticus endigt blind, ohne Öffnung nach außen, eine Eigenart, die sonst von keinem Elasmobranchier bekannt ist und der Nachprüfung bedarf. Er ist ein fast gerades, gleichmäßig dickes Rohr und lauft am Vorderrande des Utriculus posterior, an der medialen Wand des U. anterior. Unten ist er nur sehr wenig erweitert. Dorsal verlaßt er die Labyrinthkapsel durch eine lange Knorpelröhre von 4 mm Weite, an deren Vorderwand er durch das Perichondrium fest angeheftet ist. Dann biegt er 5 mm nach vorn, um blind zu endigen. Sacculus ungewöhnlich klein, durch je eine kleine Öffnung mit dem U. anterior und dem U. posterior in Verbindung. Er kommuniziert nicht mit dem Recessus utriculi, sondern ist von ihm durch eine tiefe Einfaltung völlig getrennt. Der Recessus kommuniziert mit dem U. anterior direkt durch eine weite Öffnung.

Der Hinterschenkel des Canalis lateralis befindet sich sehr hoch über der hinteren Ampulle etwa in der Mitte des hinteren Kanalringes. Der Canalis posterior geht vom oberen Ende des Utriculus posterior im stumpfen Winkel bzw. im großen Bogen ab, um seine höchste Wölbung erst weiter hinten zu erreichen. Die Längsachse der

vorderen Ampulle steht fast vertikal. Nerven zu den Ampullen lang und kräftig, dagegen zu den Säckchen (Recessus, Sacculus, Lagena) wahrscheinlich sehr unbedeutend (STEWART fand sie nicht).

Nach der Zeichnung von STEWART habe ich folgende Maße berechnet: größte Höhe des Labyrinths mit Ductus endolymphaticus etwa 36 mm, ohne ihn etwa 28 mm; rostrokaudale Ausdehnung nur etwa 21 mm; größte Ausdehnung des Bogengangapparates vom Canalis anterior zur Ampulla posterior etwa 29 mm.

Cestracion (*Heterodontus*) *francisci* GIRARD.

Die Art kommt an der Küste von Kalifornien vor. Abbildung und kurze Beschreibung des Labyrinths von DANIEL (1922).

Ductus endolymphaticus innerhalb des Labyrinths stark konisch erweitert, unmittelbar in den beträchtlich großen Sacculus übergehend und zwischen die beiden Utriculi geschoben. Das nach vorn gehende Stück ist zum Saccus endolymphaticus erweitert und mündet mit kurzer Röhre frei nach außen. Der Sacculus kommuniziert mit dem Utriculus anterior nicht direkt, sondern nur durch Vermittlung des Recessus utriculi. Sacculus und Recessus utriculi viel enger aneinandergerückt. Der ampullare Schenkel und äußere Teil des lateralen Kanals ist weit ventralwärts gebogen, und die Umbiegungsstelle kommt der Ampulla posterior ziemlich nahe. Der Canalis posterior geht vom Utriculus posterior in sehr spitzem Winkel, also schräg nach unten ab. U. posterior nur wenig dicker als der hintere Bogengang. Canalis anterior nicht ganz so weit dorsalwärts verschoben wie bei *C. philippi*. Daher Längsachse der vorderen Ampulle schräg. Nach DANIELS Zeichnung zweigen vom Sacculusnerven vier feine Nervenstränge getrennt voneinander dorsalwärts ab. Sie dürften dem Ramulus neglectus entsprechen.

4. Familie: Lamnidae (Walhaie).

Gemeinsame Merkmale von *Lamna cornubica, Alopecias vulpes* und *Selache maxima*: Im Unterschied zu fast allen anderen Haien liegen die dorsalen Teile des Utriculus anterior und posterior so dicht aneinander, daß äußerlich gesehen fast ein ähnliches Gebilde zustande kommt wie das Crus commune der Knochenfische. Die Hohlräume selbst sind jedoch größtenteils scharf getrennt. Der Ductus endolymphaticus kann nicht zwischen den Utriculi verlaufen, sondern befindet sich in mehr oder minder großem Abstand vor ihnen. Die beiden vertikalen Kanäle sind etwa gleichgroß. Der laterale mündet in den Utriculus anterior sehr weit unten. Vordere und laterale Ampulle ziemlich nahe beieinander. Recessus utriculi sehr klein, durch eine tief einschneidende Furche von der Ampulla anterior getrennt und weit von ihr entfernt.

I. Unterfamilie: Lamninae (*Lamna* und *Alopecias*).

Utriculus anterior und posterior nicht viel dicker als die Bogengänge und ziemlich gleichmäßig in diese übergehend. Am oberen Ende der Utriculi gehen die Bogengänge gabelig auseinander und erreichen ihre maximale Höhe ziemlich weit davon entfernt, besonders der Canalis anterior. Der Recessus utriculi ist dorsoventral zusammengedrückt und liegt ventral von der Ampulla lateralis. Die Einfaltung zwischen ihm und der Ampulla anterior verläuft horizontal. Außerhalb des Schädels bildet der Ductus endolymphaticus eine oder zwei Schlingen nach vorn, um sich dann fast vertikal, gerade und ungewöhnlich weit dorsalwärts zu erstrecken.

Lamna cornubica = *Isurus cornubicus* Gmel. (Heringshai).

Beschreibung und Abbildung des Labyrinths von Stewart (1905). Abb. 6.

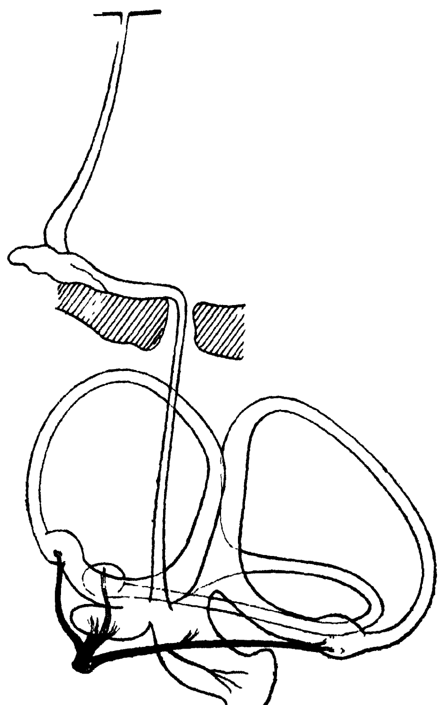


Abb. 6. *Lamna cornubica*, rechtes Labyrinth von medial. nach Stewart.

Der Ductus endolymphaticus bildet außerhalb des Schädels und im engen Kontakt mit ihm nur eine Schlinge (nach vorn gehender Schenkel etwa 18 cm).

Er ist innerhalb der Labyrinthkapsel ein fast gleichmäßig dünnes Rohr und mündet in den Sacculus weit unten und mit sehr geringer Erweiterung. Er läuft weit vor den Utriculi. Diese bzw. ihre Sinus superiores liegen auch am unteren Ende eng aneinander. Der Recessus utriculi kommuniziert durch eine einheitliche Öffnung mit dem Utriculus anterior darüber und dem Sacculus dahinter. Sacculus im Unterschied zu dem aller übrigen Haie schmal und zylindrisch und in eine Lagena einmündend, die breiter ist als er selbst. Ductus utriculo-saccularis posterior ziemlich lang und weit. An seiner Medialseite führen zwei kleine Nervenzweige zur Macula neglecta. Ampulla posterior ziemlich weit von der Lagena entfernt.

Alopias (*Alopecias*) *vulpes* GMEL. (Fuchshai).

Beschreibung und Abbildung des Labyrinths von STEWART (1905).

Dem typischen Hailabyrinth ähnlicher, weil der Ductus endolymphaticus mit konischer Erweiterung in den Sacculus übergeht und sich am unteren Ende zwischen Utriculus anterior und posterior schiebt. Oberhalb des Schädeldaches bildet er eine Doppelschlinge. Sacculus kurz und rundlich. Lagena ventralwärts gerichtet und gut gegen den Sacculus abgegrenzt. Nur ein Ramulus neglectus vorhanden. Ductus utriculo-saccularis posterior eine ziemlich enge Öffnung. Der Canalis externus mündet mit seinem hinteren Schenkel ungewöhnlich weit unten in den Utriculus anterior, anscheinend noch weiter ventralwärts als seine Ampulle. Der Canalis posterior ist zusammen mit dem Utriculus posterior auffällig weit ventralwärts, der Canalis anterior weit dorsalwärts verschoben. Der Recessus utriculi und die beiden anschließenden Ampullen liegen daher etwa in gleicher Höhe wie die Mitte des hinteren Kanalringes, wahrend die hintere Ampulle so tief liegt wie die Lagena und dieser stark genähert ist. Die Mündungen des Recessus utriculi in den Utriculus anterior und den Sacculus scheinen ähnlich zu sein wie bei *Lamna cornubica*. Ampullen ziemlich groß und dick.

Dem Exemplar des Naturhistorischen Museums zu Göteborg habe ich folgende Maße entnommen: Das Tier selbst ist bis in die Mitte der Schwanzflosse 2,20 m, einschließlich des dorsalen Teiles der Schwanzflosse etwa 4 m lang. Größte Ausdehnung des Labyrinths vom vorderen zum hinteren Bogengang (von vorn oben nach hinten unten) 4,5 cm. Die hintere Ampulle ist 6 mm breit, 9 mm lang und nur wenig größer als die beiden anderen. Der äußere Durchmesser der Bogengänge beträgt ungefähr: 1,8 mm (C. anterior), 1,65 mm (C. posterior), 1,5 mm (C. externus).

II. Unterfamilie: Selachinae (= Fam. Cetorhinidae).

Selache maxima = *Cetorhinus maximus* GUNN. (Riesenhai).

Das Exemplar, von dem die Abb. 7 stammt (Museum zu Bergen), ließ manche Merkmale nicht erkennen, z. B. den oberen Verlauf des Ductus endolymphaticus, die Innervierung usw. Das Labyrinth hat

aber so ausgeprägte Eigentümlichkeiten, daß auch diese unvollständige Beschreibung von Wert ist. Das Labyrinth stimmt in wichtigen Punkten mit denen der beiden anderen Lamniden überein: Die beiden Utriculi liegen eng aneinander, und der dünne Ductus endolymphaticus läuft getrennt ein wenig vor ihnen. Er mündet wie bei *Lamna* mit nur geringer Erweiterung in den ungewöhnlich kleinen Sacculus. Der Recessus utriculi ist von der vorderen Ampulle sehr weit entfernt. Trotzdem unterscheidet sich das Labyrinth in der äußeren Erscheinung sehr auffällig von dem der beiden anderen Arten. Vor allem sind Utriculus anterior und posterior sehr viel breiter (zusammen 12,5 mm). Die vertikalen Bogengänge sind mit ihren relativ viel ge-

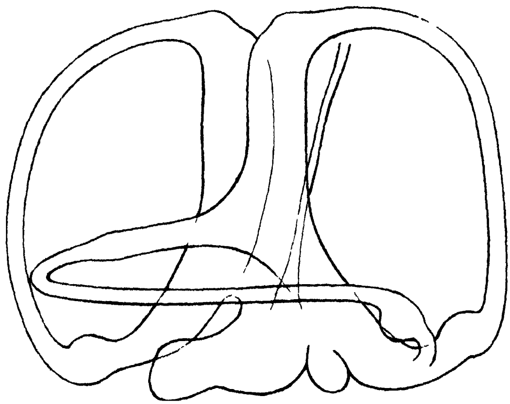


Abb. 7. *Selache maxima*, rechtes Labyrinth von lateral.

ringeren Durchmessern scharf dagegen abgesetzt. Sie gehen vor allem rechtwinkelig davon ab und reichen nicht weiter dorsalwärts als das obere Ende der Utriculi. Ferner befinden sich Sacculus, Lagena und Recessus utriculi mit der vorderen und hinteren Ampulle fast in einer Linie. Dadurch erscheinen die vertikalen Bogengänge besonders hoch. Der ungewöhnlich kleine Recessus utriculi (6,5 mm Durchmesser) ist nicht dorsoventral zusammengedrückt und hat eine ganz andere Lage zu der vorderen und seitlichen Ampulle als bei *Lamna* und *Alopecias*. Lagena vom Sacculus nur ganz schwach abgegrenzt. Die Ampulla lateralis mündet in den Utriculus durch Vermittlung einer Röhre, die so lang wie die Ampulle selbst und so eng wie der Canalis lateralis ist. Die hintere Einmündung des seitlichen Kanals in den U. anterior liegt weiter dorsalwärts als die vordere und seitliche Ampulle.

Über die Verhältnisse im Innern konnte ich ohne Sektion keine völlige Klarheit erhalten. Utriculus anterior und posterior scheinen ventral weniger getrennt zu sein als bei den übrigen Haien. Die Mündung des U. posterior ins übrige Labyrinth ist jedenfalls sehr weit und kann ihrer Lage nach nicht direkt in den Sacculus führen. Wahrscheinlich ist eine einheitliche weite Apertura utriculo-saccularis vorhanden. Recessus utriculi und Sacculus sind durch einen sehr tiefen Einschnitt voneinander getrennt und kommunizieren vermutlich nicht direkt miteinander.

Maße: Länge des Tieres 8,5 m. Größte Länge des Labyrinths vom vorderen zum hinteren Bogengang etwa 58 mm, größte dorsoventrale Ausdehnung ohne Ductus endolymphaticus 44 mm. Breite der vorderen und hinteren Ampulle etwa 8 - 8,5 mm. Durchmesser der beiden vertikalen Kanäle etwa 2,5 mm, des lateralen etwa 2,2 mm. Länge von Sacculus und Lagena zusammen 19 -20 mm.

5. Familie: Scylliidae (Katzenhaie).

Gemeinsame Merkmale von *Pristiurus melanostomus*, *Scyllium canicula* und *Scyllium catulus*: Die beiden Utriculi haben völlig getrennte Hohlräume, aber berühren einander zum Teil, weil das hintere obere Ende des Utriculus anterior sehr weit nach hinten reicht. Es liegt dort lateral vom Utriculus posterior. Der U. anterior ist unterhalb der Einmündung des lateralen Kanals sehr umfangreich, mediolateral plattgedrückt und schrägliegend.

Der im Bereich des Labyrinths ziemlich dünne Ductus endolymphaticus läuft parallel dem Vorderrande des Utriculus posterior. Seine vertikale Ausdehnung außerhalb der Schädelkapsel ist sehr gering, da die Kopfhaut ziemlich dicht über dem Knorpel der Labyrinthkapsel liegt. Der mäßig verdickte Saccus endolymphaticus bildet eine einfache, kurze Schleife nach vorn. Die Mündungsröhre ist sehr eng.

Der dorsoventral abgeplattete Recessus utriculi kommuniziert direkt nur mit dem Sacculus. Sein Dach liegt dem Boden des Utriculus anterior mit breiter Fläche sehr dicht an; beide Wände sind sehr dünn, aber selbständig. Der Recessus utriculi liegt sehr nahe der vorderen und seitlichen Ampulle. Der Sacculus kommuniziert außerdem direkt mit dem Utriculus anterior durch eine Spalte und mit dem U. posterior durch eine ovale Öffnung oder Röhre. Der Sacculus ist mittelgroß und auch nur wenig nach oben ausgedehnt, reicht dagegen mehr oder minder weit unter das Niveau der Ampullen. Seine Macula hat vorn einen dorsalgerichteten Fortsatz, der durch besondere Faserbündel des

Ramus posterior versorgt wird. Die Lagena ist sehr groß, reicht weit ventralwärts und ist deutlich vom Sacculus abgegliedert. Der Ramulus neglectus besteht aus zwei langen Zweigen, die getrennt vom Ramus posterior ausgehen. Die Macula utriculi hat keine Lacinia.

Die Labyrinthe sind ziemlich kurz, aber hoch gebaut. Die seitlichen Bogengänge dehnen sich ziemlich weit lateralwärts aus (im Gegensatz zu den schmalen Labyrinthen der Spinaciden). Die vertikalen Bogengänge sind etwa von gleicher Länge. Ampullen relativ sehr groß.

Pristiurus melanostomus Raffin.

Exemplare aus Herdla, Körperlänge 52—65 cm. Abb. 8.

Das Labyrinth ist ohne den Ductus endolymphaticus etwa ebenso hoch wie lang. Die beiden Utriculi liegen teilweise sehr dicht aneinander. Das obere Ende des Utriculus anterior, das sich fast bis zum

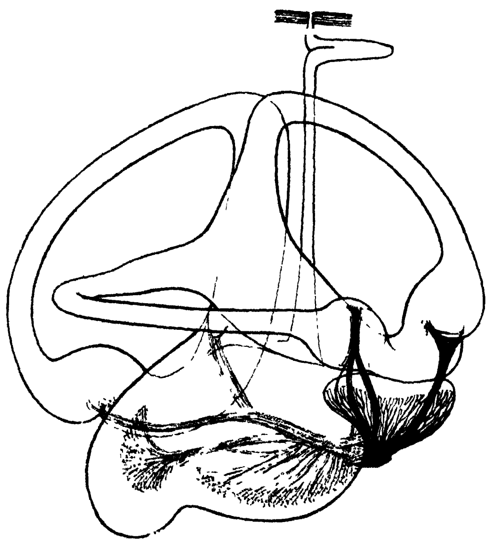


Abb 8. *Pristiurus melanostomus*, rechtes Labyrinth von lateral.

Bogengangsdurchmesser verjüngt, liegt nicht nur lateral vom Utriculus posterior, sondern zum Teil sogar hinter dessen Vorderrand. Der U. posterior ist viel dicker als sein Bogengang und bildet ein sehr hohes, teilweise fast gerades und vertikales Rohr. Die vertikalen Bogengänge zweigen vom oberen Ende ihrer Utriculi im spitzen Winkel ab.

Infolge der Verlagerung des Utriculus anterior kommt der Ductus endolymphaticus. der dem Vorderrand des U. posterior parallel läuft,

zum Teil ziemlich weit vor den U. anterior zu liegen (wie bei den Lamniden). Der nach hinten führende Schenkel des Saccus endolymphaticus biegt medialwärts fast bis zur Medianebene, während die dünne Mündungsröhre wieder lateral- und dorsalwärts zur Haut strebt. Ventralwärts mündet der Ductus endolymphaticus mit schmaler, ovaler Öffnung in den Sacculus, gegen den er scharf abgesetzt ist. Der mittelgroße Sacculus ist dorsalwärts nur sehr wenig ausgedehnt, reicht aber ventralwärts beträchtlich weit unter das Niveau der Ampullen. Der Dorsalzipfel der schmalen Macula sacculi reicht bis an den Rand der großen breiten Öffnung, durch die der Sacculus mit dem Recessus utriculi kommuniziert. Die spaltenförmige Öffnung zwischen Sacculus und Utriculus anterior ist ziemlich breit, aber relativ kurz. Ductus utriculosaccularis posterior röhrenförmig, knapp vom Durchmesser eines Bogenganges, mündet in den Utriculus posterior in dessen unterem Drittel und enthält nahe diesem Ende die zweiteilige Macula neglecta. Otolithenmasse im Sacculus-Lagenahohlraum einheitlich. Das schmale Hinterende der Macula sacculi geht unmittelbar in den Vorderzipfel der Macula lagenae über. Lagena vom Sacculus durch eine weite flache Einbuchtung der Ventralkontur abgegliedert. Ventrale und kaudale Kontur der Lagena gleichmäßig gerundet.

Der Recessus utriculi ist etwas größer als eine Ampulle, vorn breit gerundet, nach hinten verschmälert. Die vordere Ampulle ist vertikal gestellt, so daß der vordere Kanal von ihrem oberen Ende ausgeht (wie bei Cestracion). Der laterale Kanal geht von seiner Ampulle etwa horizontal ab und verläuft weit dorsal von einer durch Recessus utriculi und Ampulla posterior gelegten Ebene. Nicht viel höher mündet das mäßig verdickte Hinterende in den Utriculus anterior. Mündungsröhre der lateralen Ampulle weit und kurz (etwa halbe Ampullenlänge). Laterale und vordere Ampulle etwa gleichgroß, die hintere wesentlich größer. Der Nerv der lateralen Ampulle ist in drei bis fünf Zweige aufgespalten.

Als größte Ausdehnung des Labyrinths habe ich 14 mm bei einem Weibchen von 62 cm Körperlänge gemessen. Die Embryonen, die Ranzi (1926) beschreibt, lassen noch keine charakteristischen Merkmale erkennen.

Scyllium canicula = *Scylliorhinus caniculus* L. (Kleingefleckter Katzenhai).

Beschreibung und Abbildungen des Labyrinths von Retzius (1881), ergänzt durch Material aus Neapel.

Das Labyrinth ist dem von *Pristiurus* prinzipiell sehr ähnlich, aber in den Proportionen deutlich verschieden. Die beiden Utriculi sind äußerlich viel mehr getrennt. Der vordere reicht nicht ganz so weit nach hinten. Er nimmt das plump verdickte Hinterende des Canalis lateralis ziemlich weit oben auf und setzt sich dann in der gleichen Richtung schräg nach vorn oben fort. Die Form des Utriculus posterior und überhaupt des ganzen hinteren Kanalringes ist jedoch ganz wie bei *Pristiurus.*

Ductus endolymphaticus im Bereich des Labyrinths etwas dicker und vom Sacculus weniger abgegliedert als bei *Pristiurus.* RETZIUS zeichnet den Ductus endolymphaticus oberhalb des Labyrinths fälschlich sehr lang, fast noch einmal so hoch wie den ganzen Bogengangsapparat. Er ist jedoch ganz ähnlich wie bei *Pristiurus.*

Sacculus etwas weiter dorsalwärts geschoben (etwas über das Niveau der vorderen und seitlichen Ampulle) und ventral weniger ausgebuchtet. Er kommuniziert mit dem Recessus utriculi durch ein großes, etwa dreieckiges Loch (nach RETZIUS eine kurze Röhre). Die Spalte, die vom Sacculus in den Utriculus anterior führt, ist viel länger als bei *Pristiurus.* Ductus utriculo-saccularis posterior so weit oder etwas weiter als der äußere Durchmesser eines Bogenganges, mündet etwa in der Mitte der Höhe des Utriculus posterior. Am oberen Rande liegt die zweiteilige Macula neglecta. Lagena vom Sacculus durch eine ziemlich schmale, aber tiefe Einbuchtung abgeschnürt, lang zipfelförmig nach unten und hinten ausgedehnt. Macula sacculi und lagenae deutlich voneinander getrennt.

Der Recessus utriculi ist kleiner als eine Ampulle. Die Achse der vorderen Ampulle liegt annähernd horizontal und entsendet ihren Kanal daher am vorderen Ende. Der ampullare Schenkel des lateralen Kanals ist weit ventralwärts gesenkt, fast bis zur Ebene des Recessus utriculi und der hinteren Ampulle. Der Nerv der lateralen Ampulle ist einfach.

Das Labyrinth ist von der Gehirnhöhle nicht überall durch Knorpel, sondern medial von der dorsalen Hälfte des Utriculus posterior durch eine dicke Schicht faserigen Bindegewebes getrennt.

Die äußere Form des Labyrinths unterscheidet sich von dem des *Pristiurus melanostomus* vor allem darin, daß Sacculus, Ductus utriculo-saccularis posterior und hinterer Schenkel des Canalis lateralis dorsalwärts geschoben und infolgedessen die beiden Utriculi nach vorn und hinten auseinandergedrängt worden sind. Über die Form des Canalis anterior siehe S. 561.

Die ersten Stadien der Embryonalentwicklung beschreibt J. WENIG (1913).

Scyllium catulus Cuv. = *Scylliorhinus stellaris* L. (Großfleckiger Katzenhai).

Beschreibung und Abbildung von Tafani (1885). Abb. 9.

Das Labyrinth hat mit dem von *Sc. canicula* nur wenig gemeinsame Merkmale, die man als Gattungseigentümlichkeit in Gegensatz zu *Pristiurus* stellen könnte: den allmählichen konischen Übergang des Sacculus in den Ductus endolymphaticus, die Form des Saccus endolymphaticus und die Verdickung des Utriculus anterior oberhalb der Einmündung des lateralen Kanals.

Die Ähnlichkeit mit *Pristiurus* ist viel größer und drückt sich schon in der Gesamterscheinung aus. Der hohe Bau beruht darauf, daß das obere Ende des Utriculus anterior nicht nach vorn abgebogen ist, sondern zum einmündenden Canalis lateralis senkrecht steht, und daß der relativ große, birnenförmige Sacculus weit unter das Niveau der Ampullen ausgedehnt ist. Die große Lagena ist

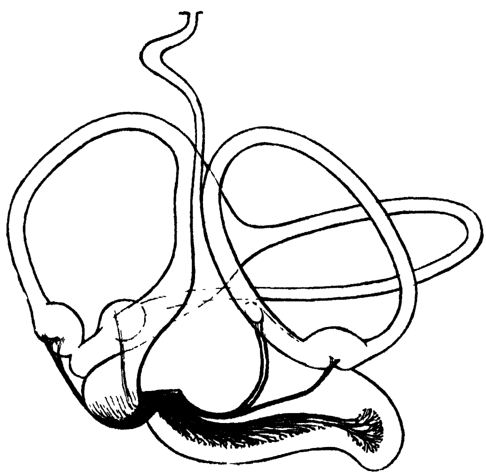


Abb. 9. *Scyllium catulus*, rechtes Labyrinth von medial, nach Tafani.

ganz wie bei *Pristiurus* gestaltet, ihre Macula mit der des Sacculus zusammenhängend. Recessus utriculi deutlich größer als die Ampullen, Achse der vorderen Ampulle schräg nach oben gerichtet, Canalis utriculo-saccularis posterior ziemlich eng.

Sc. catulus steht also in vieler Beziehung zwischen den beiden anderen Arten, besitzt aber daneben noch eine Anzahl selbständiger Eigentümlichkeiten. Die Kanale sind relativ dünner, wölben sich weiter und zweigen von den oberen divergierenden Enden der Utriculi in hohem Bogen ab. Vor allem ist der hintere Utriculus gekrümmt, nicht viel dicker als sein Kanal, mit dem er einen gleichmäßigen ovalen Ring bildet. Der Ductus endolymphaticus verläuft ganz auf der medialen Wand des Utriculus anterior, nirgends vor dessen Vorderrand. Lagena sehr weit kaudal ausgedehnt, mehr unter der Ampulla posterior. Ductus utriculo-saccularis posterior sehr kurz, nur eine Öffnung darstellend. Macula neglecta halbmondförmig und trotz Teilung des Nerven einheitlich. Von einem Vorderzipfel der Macula sacculi sagt Tafani nichts.

6. Familie: Spinacidae (Stachelhaie).

Gemeinsame Merkmale von *Acanthias vulgaris*, *A. sucklii*, *Spinax niger*: Die beiden Utriculi vollständig voneinander getrennt und am dorsalen Ende divergierend, mehr oder minder weit durch den dorsalen Teil des Sacculus auseinander geschoben, meist viel dicker als die Bogengänge, die im spitzen Winkel, d. h. mehr oder minder schräg ventralwärts abgehen. Die hintere Einmündung des lateralen Bogenganges in den vorderen Utriculus liegt sehr weit dorsal.

Labyrinth niedrig, in rostrokaudaler Richtung gestreckt. Da die äußere Haut ziemlich dicht über dem Schadeldach liegt, ist die Ausdehnung des Ductus endolymphaticus oberhalb der Bogengänge sehr gering, weniger als die Hälfte der Labyrinthhöhe. Der Saccus endolymphaticus bildet bei *Acanthias* eine Schleife nach vorn, bei *Spinax* nicht.

Der Recessus utriculi kommuniziert sowohl mit dem Sacculus als auch dem Utriculus anterior. Er ist etwa kugelig, nur wenig größer als eine Ampulle. Er liegt der vorderen Ampulle ziemlich nahe und tragt die laterale Ampulle auf seinem Dach. Die untere Kontur des Sacculus liegt viel tiefer als die hintere Ampulle. Macula sacculi an der vorderen Wand des Sacculus mit einem dorsalwärts gerichteten Zipfel, der von einem besonderen Nervenzweig versorgt wird (wie bei den Scylliiden). Lagena nicht sehr groß, der hinteren Ampulle genähert; ihre Abgliederung vom Sacculus wechselt sehr. Macula neglecta durch zwei oder mehr Nervenzweige versorgt. Ampullen relativ sehr groß, die hintere etwas größer, die laterale kleiner als die vordere. Die laterale Ampulle mündet in den Utriculus anterior mit einem gekrümmten, ziemlich weiten Rohr. Der Nervus glossopharyngeus lauft durch die Labyrinthkapsel und tritt zwischen Lagena und Ampulla posterior nach außen.

Die Ebenen der beiden vertikalen Bogengange bilden miteinander einen sehr großen, stumpfen Winkel; bei *Acanthias vulgaris* habe ich 115°, bei *Spinax niger* 117° gemessen. Da außerdem die lateralen Bogengänge nur wenig oder gar nicht lateralwärts ausbiegen, sind die Labyrinthe besonders schmal und lang.

Acanthias vulgaris Risso (Dornhai).

Beschreibung und Abbildungen des Labyrinths von Retzius (1881). Abb. 1a und b (S. 489). Beschreibung von Tafani (1885).

Das Labyrinth ist auffällig in die Lange gestreckt, etwa anderthalb- bis zweimal so lang wie hoch (ohne Ductus endolymphaticus). Die beiden Utriculi durch den erweiterten Sacculus noch vorn und hinten auseinandergedrängt, sehr schräg liegend und fast im rechten Winkel zueinander geneigt. Der Ductus endolymphaticus ist oberhalb des Labyrinths als große Schleife nach vorn ausgebogen und zum Saccus endolymphaticus erweitert. Er geht schon am dorsalen Ende der Utriculi unter starker Erweiterung direkt in den dorsalwärts verschobenen großen Sacculus über. Der Sacculus kommuniziert mit dem Utriculus posterior durch eine Öffnung, die viel weiter als der äußere Durchmesser eines Bogenganges ist. Er kommuniziert direkt auch mit dem Utriculus anterior, und zwar durch eine eigentümliche langgestreckte Spalte, die nach Retzius von zwei

»sensenförmigen Blättern« umfaßt wird. Der Recessus utriculi ist rundlich, aber ein wenig von vorn oben nach hinten unten zusammengedrückt. Er steht mit dem Utriculus anterior durch eine mittelgroße, etwa elliptische Öffnung, mit dem Sacculus durch eine etwas größere, rundliche Öffnung in Verbindung.

Lagena vom Sacculus durch eine sehr scharfe und tiefe Einkerbung der Ventralwand getrennt. Maculae anscheinend zusammenhängend, Otolithenmasse im Sacculus- und Lagenahohlraum einheitlich. Der Ramulus neglectus besteht aus zwei bis vier Zweigen, die nahe der Macula etwas konvergieren.

Die Bogengänge verlaufen sämtlich ziemlich flach. Der laterale ist bedeutend länger als der vordere, erstreckt sich von der Ampulle geradlinig schrag nach hinten und biegt daher nur wenig seitwärts aus. Er berührt hinten fast die Ampulla posterior. Der hintere (mediale) Schenkel mündet in den Utriculus anterior unter sehr starker Erweiterung. Seine dorsale Kontur ist von der des oberen Utriculusteiles deutlich unterscheidbar. Der vordere Kanal ist zum Teil fast gerade, ampullenwärts stärker gekrümmt. Er biegt vom distalen Ampullenende scharf rechtwinkelig nach oben.

Die Otolithenmasse bestand bei meinen Exemplaren aus Sand, der durch die weite Öffnung des Ductus endolymphaticus aufgenommen ist. Tafani erwähnt hiervon nichts; nach Retzius und nach Nishio (1926) sind endogene Kalkotolithen vorhanden; nach Stewart (1906) wurde ein Gemisch aus Sand und Kalkkristallen gefunden.

Die Wachsplattenrekonstruktion, die Brock (1926) abbildet, zeigt die charakteristische Form des Labyrinths. Daten über die embryonale Entwicklung bringt Scammon (1911).

Acanthias sucklii Grand.

Dieser Hai wird wegen seiner großen Ähnlichkeit mit *A. vulgaris* häufig als dessen pacifische Form aufgefaßt, während Jordan und Evermann (1896) ihn als besondere Species abtrennen. Daniel (1922) gibt eine Abbildung und kurze Beschreibung des Labyrinths unter dem Namen *Squalus sucklii.*

Das Labyrinth tragt durchaus den Charakter der Familie und ähnelt dem von *A. vulgaris* besonders darin, daß der große, kegelförmig erweiterte Sacculus sich erst in Höhe des dorsalen Utriculusendes zum Ductus endolymphaticus verjüngt. Im einzelnen sind sehr auffällige Unterschiede vorhanden: Das Labyrinth ist relativ kürzer und höher. Die Utriculi stehen steiler. Die Bogengange sind höher gewölbt. Die Kommunikationsöffnungen sind kleiner. Im besonderen ist der Ductus utriculo-saccularis posterior eine kleine elliptische Öffnung, viel enger als der äußere Durchmesser eines Bogenganges. Er ist übrigens ungewöhnlich weit dorsalwärts verlagert, fast bis an das dorsale Ende des Utriculus posterior.

Die Lagena ist nur durch eine flache Einbuchtung vom Saccus abgegliedert. Der Ramulus neglectus ist durch etwa sechs feine Zweige vertreten, die getrennt vom Ramus posterior abgehen, aber in Daniels Abbildung nicht bis

zum Ductus utriculo-saccularis posterior durchgezeichnet sind. Saccus endolymphaticus nur sehr gering nach vorn ausgebogen. Der Canalis posterior geht unter allmählicher Verdickung in das obere Ende des Utriculus posterior über. Der mediale Schenkel des lateralen Kanales setzt sich mit seiner dorsalen Kontur kontinuierlich in die des Utriculus bzw. Canalis anterior fort. Canalis anterior ziemlich gleichmäßig gekrümmt. Über eine spaltförmige Öffnung zwischen Sacculus und Utriculus anterior sagt Daniel nichts.

Spinax niger Bp. (Schwarzer Stachelhai).

Material aus Herdla, Körperlänge 37—50 cm. Abb. 10.

Die Utriculi liegen viel näher aneinander als bei *Acanthias*; die mediale Wand des U. anterior in der Umgegend der Einmündung des lateralen Kanals berührt die laterale Wand des U. posterior. Der enge Ductus endolymphaticus verläuft nicht zwischen ihnen, sondern medial

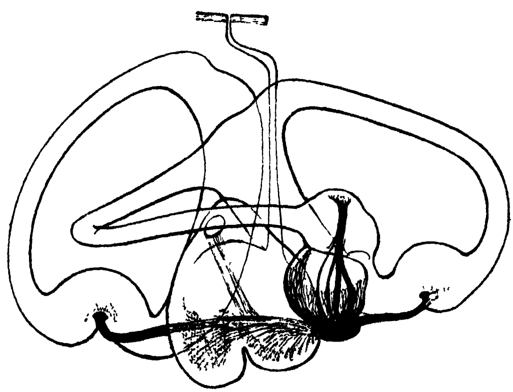


Abb. 10 *Spinax niger*, rechtes Labyrinth von lateral.

vom U. anterior und entlang dem vorderen Rande des U. posterior. Beide Utriculi sind ganz besonders dick. Der hintere ist dorsal scharf gegen seinen Bogengang abgesetzt, während der vordere mehr allmählich in den vorderen Bogengang übergeht.

Der Sacculus ist birnenförmig, klein, im ventralen Abschnitt kaum größer als die Lagena, dorsalwärts nur wenig ausgedehnt und scharf gegen den mit ovaler Öffnung einmündenden Ductus endolymphaticus abgegrenzt. Ein kleiner Zipfel des Sacculus erstreckt sich auf der lateralen Seite des Utriculus anterior nach oben, sogar etwas über den oberen Rand des Ductus utriculo-saccularis posterior. Der Ductus endolymphaticus mündet dagegen an der Medialseite des Sacculus, vor allem auch weiter ventral. Er bildet jedenfalls nicht die unmittelbare dorsale Fortsetzung des Sacculus. Diese Besonderheit steht im Gegen-

satz zu den bisher veröffentlichten Abbildungen von Hailabyrinthen, erinnert aber an *Raja*.

Außerhalb des Schädels biegt der Ductus endolymphaticus unter geringer Erweiterung nach hinten um und geht dann direkt nach oben lateral zur Haut, ohne nochmals eine Schleife nach vorn zu bilden. Die Ausdehnung oberhalb der Bogengänge ist außerordentlich gering.

Eine direkte Kommunikation zwischen Utriculus anterior und Sacculus fehlt. Am Boden des U. anterior befindet sich eine große ovale Öffnung zu dem darunter liegenden Recessus utriculi. Eine ähnliche Öffnung führt von diesem in den Sacculus. Am Rande dieser Öffnung berührt die Macula utriculi den dorsalen Fortsatz der Macula sacculi. Die Öffnung, die vom U. posterior in den Sacculus führt, ist oval und etwa so groß wie der Querschnitt eines Bogenganges (also größer als bei *Acanthias sucklii*, kleiner als bei *A. vulgaris*). Ihren medialen und caudalen Rand nimmt die einheitliche Macula neglecta ein. Der Ramulus neglectus ist sehr lang, zieht fast vertikal nach oben und besteht aus zwei Ästen; der breitere vordere innerviert den medialen Abschnitt der Macula, der schmale hintere den kaudalen Abschnitt.

Lagena vom Sacculus durch eine spitze tiefe Kerbe abgeteilt. Macula lagenae hufeisenförmig; ihr hinterer Schenkel läuft dorsalwärts in eine feine Spitze aus, der vordere ist halb so breit, erstreckt sich nicht so weit nach oben und geht in das schmale Hinterende der Macula sacculi über. Bei *Spinax* sind also alle drei Maculae im Zusammenhang.

Die drei Bogengänge sind etwa gleichlang. Der hintere ist etwa gleichmäßig gekrümmt. Der vordere hat dorsal eine ganz geradlinige Strecke, die dicht unter dem Schädeldach läuft; nach vorn senkt sich der Bogengang mit scharfer Krümmung zu seiner Ampulle. Der laterale Kanal hat den kleinsten Durchmesser. Er läuft von der Ampulle aus geradlinig nach hinten und biegt gar nicht lateralwärts aus. Die dorsale Kontur seines medialen Schenkels ist (wie bei *Acanthias vulgaris*) deutlich gegen die des Canalis anterior abgegrenzt. Die drei Ampullen sind beträchtlich groß, die beiden vertikalen etwa gleichgroß, die laterale kleiner. Die laterale Ampulle ist im Unterschied zu den beiden *Acanthias*-Arten samt dem Recessus utriculi, auf dem sie liegt, sehr weit dorsalwärts gerückt. Ihre weite Mündungsröhre in den Utriculus anterior ist daher schräg nach unten medial gekrümmt. Ihr Nerv ist in mehrere Stränge ungleicher Dicke aufgespalten, die sich auf der Lateralwand des Recessus utriculi ausbreiten. Die Fasern der Macula utriculi ver-

längern sich hinten in einen langen Dorsalfortsatz, der dem Dorsalfortsatz der Macula entspricht (*Lacinia*).

Längsausdehnung des Labyrinths 17 mm bei einem Weibchen von 45,5 cm Körperlänge.

7. Familie: Scymnidae.

Laemargus borealis Scoresby = *Somniosus microcephalus* Bloch und Schneider (Eishai).

Beschreibungen mit Abbildungen von Stewart (1905), Kolmer und Eisinger (1925) und Werner (1929), die letzte nach dem Exemplar im Naturhistorischen Museum zu Göteborg. Abb. 11.

Das Labyrinth ist das größte, das bisher unter allen Wirbeltieren bekannt geworden ist. Es unterscheidet sich im Habitus auffällig von denen der übrigen

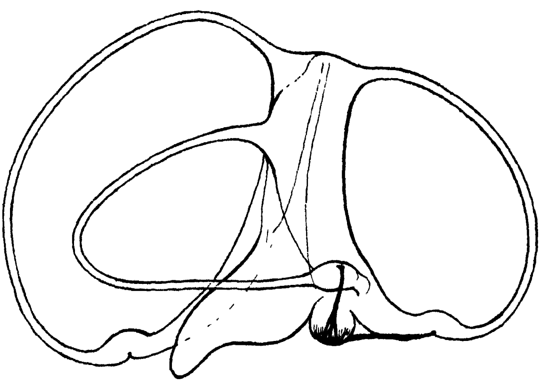


Abb. 11. *Laemargus borealis*, rechtes Labyrinth von lateral.

Haie, weil die beiden Utriculi äußerlich nicht getrennt sind, sondern einen einheitlichen Sinus superior utriculi wie bei *Chimaera* zu bilden scheinen. Dieses Gebilde (Crus commune duplex) ist sehr hoch und breit, fast säulenartig, dorsal mit leichter Wölbung. In seinem Innern sind die Hohlräume der Utriculi jedoch völlig getrennt wie an typischen Hailabyrinthen (z. B. *Notidanus*, *Spinax* u. a.). In geringem Grade kommen die Trennungswände auch in der äußeren Modellierung des Crus duplex zum Ausdruck. Der Utriculus anterior liegt mehr vorn und lateral, buchtet sich aber im oberen Drittel etwas nach hinten aus, wo er den medialen Schenkel des Canalis lateralis aufnimmt. Der U. posterior liegt hinten und medial. Sein unterer, mit der Ampulla posterior in Verbindung stehender Teil (Sinus posterior utriculi) ist sehr dünnwandig und leicht zerreißbar (in der Abbildung nur angedeutet). Der Ductus endolymphaticus läuft als ziemlich dünnes Rohr am Vorderrand des U. posterior und geht ventral unter trichterförmiger Erweiterung in den Sacculus über. Seine Ausdehnung oberhalb der Bogengänge entspricht (nach Stewart) einer ganzen Labyrinthhöhe. Er ist dort sehr weit und leicht nach vorn gekrümmt.

Der Sacculus ist sehr klein, reicht ventral nicht unter das Niveau der Ampullen und ist auch dorsal nur ganz wenig ausgedehnt. Von ihm führt ein langes, enges Rohr zum U. posterior. Vorn kommuniziert er mit dem Recessus utriculi. Vom Recessus führt ein rundes Loch in den darüber befindlichen U. anterior. An dieses schließt sich nach hinten anscheinend ein kurzer enger Spalt an, der eine direkte Kommunikation zwischen U. anterior und Sacculus herstellt. Recessus utriculi rundlich, unterhalb der lateralen Ampulle liegend, sehr weit von der vorderen Ampulle entfernt. Lagena ziemlich groß, zipfelförmig schräg nach unten gerichtet, vom Sacculus nur durch eine flache Einbuchtung der ventralen Kontur abgegliedert. Ramulus neglectus (nur von STEWART gezeichnet) lang, dünn, einfach, fast vertikal nach oben gerichtet.

Die Bogengänge sind enorm lang, aber relativ dünn, der hintere am längsten, der vordere am kürzesten. Der mediale Schenkel des lateralen Bogenganges mündet in den Utriculus anterior sehr weit uber dem Ductus utriculosaccularis posterior. Seine hintere Umbiegungsstelle liegt ziemlich hoch über der hinteren Ampulle. Die Verbindungsröhre der lateralen Ampulle mit dem U. anterior ist ziemlich lang und bedeutend weiter als der Bogengang. Vom Crus duplex gehen die vertikalen Kanäle fast rechtwinkelig ab, der hintere etwas schräg nach oben. Von den Ampullen ist die hintere am größten. Die Längsachsen aller Ampullen liegen horizontal. Ampulla anterior, Recessus utriculi, Sacculus und Ampulla posterior liegen in einer Linie wie bei *Selache maxima*. Dadurch treten die Säckchen gegen den riesig ausgedehnten Bogengangsapparat in der äußeren Erscheinung sehr zurück.

Nach der Beschreibung von STEWART (1905) sind die Utriculi auch außerlich völlig getrennt und dorsal divergierend, die Kommunikationen vom Sacculus zum Recessus utriculi und zum U. posterior viel weiter, die Lagena kürzer. Das Labyrinth ist dem von *Notidanus griseus* außerordentlich ähnlich.

Die Beschreibung von KOLMER und EISINGER (1925) weicht von der oben gegebenen in folgenden Punkten ab: »Sinus superior utriculi« auch im Innern einheitlich, Sinus posterior utriculi fast so dünn wie ein Bogengang, Recessus utriculi ganz nahe der vorderen Ampulle, Lagena außerordentlich lang gestreckt, Canalis anterior im scharfen Winkel nach vorn springend. Diese Darstellung habe ich früher ausführlich kritisiert (1929).

Maße: bei dem 3,75 m langen Hai von KOLMER und EISINGER beträgt die größte Länge des Labyrinths vom vorderen zum hinteren Bogengang 13,9 cm, die größte dorsoventrale Ausdehnung vom oberen Pol des Crus duplex zum tiefsten Punkt der Lagena 8 cm. Länge des Nervs der hinteren Ampulle 8 cm, Länge des vorderen Bogenganges 11 cm, des seitlichen 14 cm, der hinteren 18,5 cm; innere Lichtung des vorderen Bogenganges etwa 1 mm, außerer Durchmesser etwa 2,5 mm; Durchmesser des Knorpelkanals 8 mm, um die Ampulle 19 mm. Die Labyrinthe von Göteborg von einem 3 m langen Hai sind beträchtlich kleiner: größte Längsausdehnung etwa 8—8,5 cm; dorsoventrale Ausdehnung vom oberen Pol des Crus duplex bis zum Boden des Recessus utriculi 5 cm, bis zum Ende der Lagena etwa 6 cm; Länge des hinteren Kanals ohne Ampulle 10 cm.

8. Familie: Echinorhinidae.

Echinorhinus spinosus Gmel.

Beschreibung und Abbildung bei Stewart (1906) nach einem Exemplar von 227 cm Länge. Abb. 12.

Die beiden Utriculi sind außerlich vollkommen getrennt, außerordentlich dick und mit deutlicher Grenze gegen die sehr dünnen Bogengänge abgesetzt. Der vordere Utriculus liegt sehr schräg, während der hintere etwa vertikal steht. Zwischen beiden befindet sich der konisch erweiterte Ductus endolymphaticus, der ventral in einen beträchtlich großen Sacculus übergeht. Dorsal erstreckt er sich etwas oberhalb der Bogengänge als Saccus endolymphaticus nach hinten, um dann schräg nach hinten oben zu der außerordentlich engen Apertura ex-

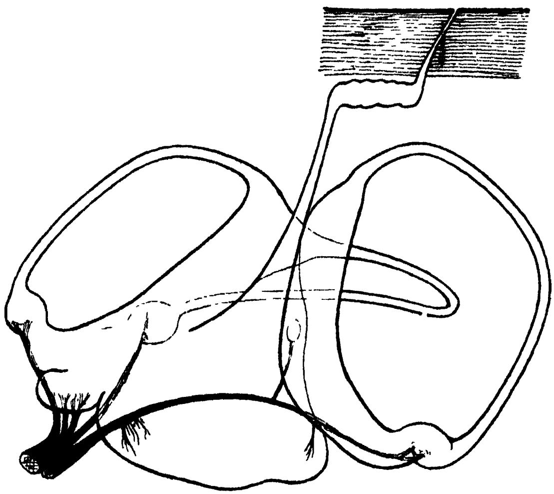


Abb. 12. *Echinorhinus spinosus*, rechtes Labyrinth von medial, nach Stewart.

terna aufzusteigen. Die Entfernung der Kopfoberfläche von den Bogengängen beträgt weniger als die Hälfte der Labyrinthhöhe. Die rostrocaudale Ausdehnung des Labyrinths ist bedeutend größer als die dorsoventrale.

Vom Utriculus posterior führt etwa in der Mitte zwischen seinem dorsalen Ende und der Ampulla posterior eine runde Öffnung (von etwa 2 mm Durchmesser) in den Sacculus. Der U. anterior hat unten hinten eine spaltförmige Öffnung von 15 mm Länge, die hinten spitz endigt, aber vorn sich bis zu 3 mm verbreitert (nach Stewart »fissura utriculo-saccularis«). Der hintere Teil führt direkt in den Sacculus, der vordere direkt in den darunterliegenden Recessus utriculi. Da die Wandfalte zwischen Sacculus und Recessus bei weitem nicht bis an die Spaltöffnung reicht, ist auch eine direkte Kommunikation zwischen beiden vorhanden. Man kann aber nicht von besonderen Kommunikationsöffnungen, sondern nur von einem gemeinsamen Mündungsgebiet aller drei Hohlräume sprechen. *Echinorhinus* zeigt in dieser Hinsicht also recht einfache Verhältnisse.

Der Recessus utriculi ist größer als eine Ampulle, dorsoventral etwas abgeplattet, von der Ampulla anterior mäßig weit entfernt. Zwischen beiden ist der U. anterior eigentümlich ventralwärts ausgebuchtet. Lagena groß und plump, vom Sacculus fast gar nicht abgesetzt, nach hinten lateral gerichtet (nicht nach unten). Bemerkenswert ist, daß Sacculus und Lagena trotz ihrer Größe sehr schwach mit Nerven versorgt sind.

Die Längsachse der vorderen Ampulle ist schräg nach oben gerichtet. Die seitliche Ampulle ist ziemlich weit von ihr entfernt. Der laterale Kanal mundet in den U. anterior mit einer Anschwellung und sehr weit dorsal, und seine hintere Umbiegung befindet sich etwa in der Mitte des hinteren Kanalringes weit über der hinteren Ampulle. Das erklärt sich zum Teil daraus, daß die hintere Ampulle im Verhältnis zu den übrigen Labyrinthteilen sehr weit ventralwärts verlagert ist. Der hintere Kanalring ist betrachtlich größer als der vordere.

9. Familie: Carchariidae (Menschenhaie).
(= Unterfamilie Carchariinae).

Gemeinsame Merkmale von *Galeus canis* und *Carcharias lamia*: Die Utriculi sind im Innern völlig getrennt. Der vordere kommuniziert mit dem Sacculus nicht direkt, sondern durch Vermittlung des Recessus. Dieser ist relativ groß und dorsoventral abgeplattet. Der Sacculus reicht ventralwärts weit unter das Niveau der Ampullen und des Recessus utriculi und erstreckt sich weit nach hinten. Hier sitzt die große Lagena, die durch eine dorsal vorspringende Ecke der oberen Sacculuskontur deutlich markiert wird. Sie liegt dicht lateral von der hinteren Ampulle. Von den Bogengängen ist der laterale am längsten, der vordere am kürzesten.

Galeus canis Br. (Schweinshai).

Exemplar aus Helgoland, Körperlänge 1,40 m. Abb. 13.

Das Labyrinth hat fast in jeder Beziehung sehr große Ähnlichkeit mit dem der Lamniden, besonders mit dem von *Alopecias*. Vor allem liegen die Utriculi, obwohl im Innern völlig getrennt, in ihrer dorsalen Hälfte dicht aneinander, die laterale Wand des U. posterior mit der medialen des U. anterior fest verwachsen. Der obere Teil des U. anterior ist wie bei *Pristiurus* nach hinten gerückt, so daß der Ductus endolymphaticus und ein Stück des U. posterior davor sichtbar werden. Der U. anterior nimmt den medialen Schenkel des Canalis lateralis ziemlich weit unten auf und ist hier sehr verbreitert. Der obere Teil ist dagegen verjüngt und geht ohne Markierung im Bogen in den vorderen Kanal über. U. posterior sehr lang und zum Teil sehr dick, durch eine stärkere Biegung in ein hohes, säulenförmiges Stück und

einen halb so langen horizontalen (ampullaren) Schenkel gegliedert, entsendet seinen Bogengang etwa im rechten Winkel.

Der Ductus endolymphaticus geht mit konischer Erweiterung von der vordersten Region des Sacculus aus, läuft vor beiden Utriculi, wo er mit eigenartigen Anschwellungen versehen ist. Der Saccus endolymphaticus beschreibt, wie es scheint, eine einfache Schleife nach vorn. Die sehr lange, dünne Mündungsröhre steigt geradlinig vertikal nach oben. Die Hautöffnung ist kaum sichtbar und liegt um eine halbe Labyrinthhöhe über den Bogengängen.

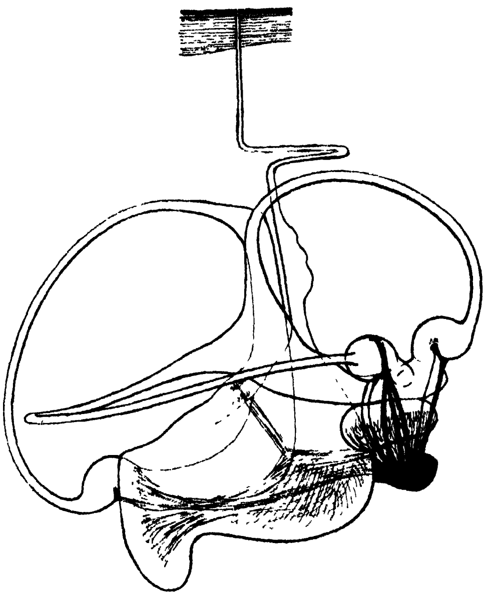


Abb. 13. *Galeus canis*, rechtes Labyrinth von lateral.

Der mittelgroße Sacculus bleibt unter der Ebene des lateralen Bogenganges, erstreckt sich aber weit ventral- und caudalwärts. Er kommuniziert mit dem U. posterior durch eine sehr weite und lange Röhre, mit dem Recessus utriculi durch eine ovale, beträchtlich große Öffnung, in deren Nähe die nach vorn oben verlängerte Macula sacculi endigt.

Recessus utriculi dorsoventral sehr zusammengedrückt, dem Boden des U. anterior breit anliegend, kommuniziert mit diesem durch einen engen kurzen Spalt (am Dach lateral hinten), mit dem Sacculus durch das genannte weite Loch. Lagena vom Sacculus scharf ventralwärts

abgebogen. In die Ecke der dorsalen, hinteren Sacculuskontur reicht ein dorsaler Zipfel der großen Macula lagenae. Der Canalis utriculo-saccularis posterior enthält zwei getrennte, ziemlich lange, ovale Maculae neglectae.

Bogengänge dünn, sehr weit, fast gleichmäßig gekrümmt; der laterale ist sehr weit lateralwärts ausgebogen. Ampullen dick und rundlich. Die laterale Ampulle mündet mit einer weiten Röhre, die so lang ist wie sie selbst. Die vordere Ampulle ist durch das blindsackartige Vorderende des U. anterior vom Recessus getrennt. Der Nerv der lateralen Ampulle ist in drei stärkere und einige feinere Stränge aufgeteilt. Der Zweig der vorderen Ampulle hat einen feinen Nebenzweig abgespalten.

Länge des Labyrinths 34,5 mm.

Mustelus vulgaris M. H. (Sternhai).

Die von Ranzi (1926) abgebildeten Entwicklungsstadien zeigen einige sehr charakteristische Merkmale. Sie erinnern an *Galeus*, weil der Ductus endolymphaticus von der vordersten Region des Sacculus ausgeht und isoliert vor den Utriculi läuft. Der Saccus endolymphaticus bildet eine einfache, sehr große Schleife nach vorn. Labyrinth des erwachsenen Tieres nicht bekannt.

Carcharias lamia Risso.

Beschreibung und Abbildung von Stewart (1905). Abb. 14.

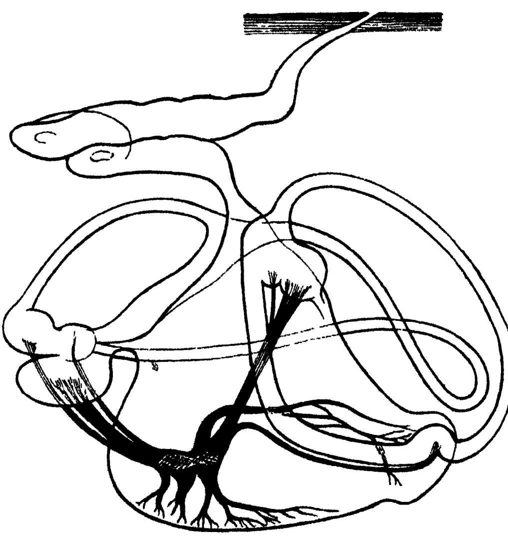


Abb. 14. *Carcharias lamia*, rechtes Labyrinth von medial.

Die eigenartige Form des Labyrinths wird in der Hauptsache durch den ungewöhnlich großen Sacculus bestimmt. Dieser hat sich zwischen beide Utriculi

und vollständig an die laterale Seite des U. posterior geschoben. Der konisch erweiterte dorsale Teil verengt sich erst oberhalb der Utriculi zu dem ganz kurzen, weiten Ductus endolymphaticus. Der außerordentlich große Saccus endolymphaticus erstreckt sich in Form einer Doppelschleife weit nach vorn, während die Mündungsröhre schräg nach hinten gerichtet ist. Die vertikale Ausdehnung oberhalb der Bogengänge beträgt etwa eine halbe Labyrinthhöhe.

Der Utriculus anterior ist ziemlich kurz und liegt sehr flach. Er nimmt den medialen Schenkel des lateralen Bogenganges fast ebenso weit oben wie den vorderen Bogengang auf. Der U. posterior ist wie bei *Galeus* durch einen Knick in einen vertikalen und horizontalen Schenkel gegliedert, jedoch mäßig dick und von gleichmäßigem Durchmesser. Am dorsalen Ende, das blasig erweitert ist, zweigt schräg nach oben der Bogengang, schräg nach unten die Kommunikationsröhre zum Sacculus ab. Diese ist in der Mitte nochmals zu einer großen Blase erweitert, an der Mundung in den Sacculus jedoch sehr verengt. Zu der Blase führt der lange und ganz ungewöhnlich dicke Ramulus neglectus. Er gibt einen schwächeren Zweig zu der Erweiterung des U. posterior ab. Wir müssen annehmen, daß die Macula neglecta sehr groß und auf beide Blasen verteilt ist. Gemäß der Annahme von Benjamins (1913), daß die Macula neglecta eine Crista quarta sei, könnte man die Blasen als Ampulla quarta und quinta bezeichnen. Sie sind jedoch etwas größer als die Ampullen der Bogengänge. Die ganze Bildung ist so eigenartig, daß sie eine genauere Untersuchung verdient.

Der Recessus utriculi liegt ganz eng mit der vorderen und lateralen Ampulle zusammen, ist jedoch vom Sacculus durch einen weiten Zwischenraum getrennt. Die ziemlich enge Kommunikation beider Hohlraume ist daher als längere Röhre ausgebildet. Die Öffnung des Recessus zum U. anterior scheint ziemlich groß zu sein und schon kurz hinter der vorderen Ampulle zu beginnen.

Der lange Canalis lateralis beschreibt eine eigenartige Schlinge, da die hintere Umbiegung sich nur wenig über der hinteren Ampulle befindet, während der mediale Schenkel weit dorsalwarts gekrümmt ist. Ein eigentlicher Ramus posterior ist nicht erkennbar, da die Nervenzweige zur Crista posterior, Macula neglecta, Macula lagenae und mehrere Stränge zur Macula sacculi getrennt vom Nervenstamm abgehen.

Carcharias littoralis Mitchill.

Die Art kommt an der atlantischen Küste von Amerika vor.

Das Labyrinth scheint sich, nach einer Ventralansicht von Ayers (1892) zu urteilen, von dem der vorigen Species wesentlich zu unterscheiden. Der Sacculus ist viel kleiner, der Ramulus neglectus dünn, die Ampulla anterior ziemlich weit vom Recessus utriculi entfernt. Wie bei *Galeus* mündet die laterale Ampulle in den U. anterior vermittels einer Röhre, die so lang wie die Ampulle selbst ist und einen größeren Durchmesser als der Bogengang besitzt.

10. Familie: Sphyrnidae.

Zygaena (= *Sphyrna*) *malleus* Risso (Hammerhai).

Man rechnet den Hammerhai häufig zu den *Carchariidae*, und zwar in eine besondere Unterfamilie: *Zygaeninae* oder *Sphyrninae*. Die

Unterschiede von den eigentlichen *Carchariidae* (*Galeus, Carcharias*) sind aber auch bezüglich des Labyrinths so groß, daß die Abtrennung einer eigenen Familie berechtigt erscheint.

Beschreibung und Abbildungen von LLOYD und SHEPPARD (1922). Abb. 15.

Die beiden Utriculi sind innerlich und zum größten Teil auch äußerlich völlig getrennt, berühren sich jedoch oberhalb der Einmündung des lateralen Kanales wie bei den Lamniden. Der vordere Utriculus ist hier kaum dicker als der vordere Bogengang und soweit caudalwärts verlagert, daß er lateral-caudal vom U. posterior liegt und dessen Hinterrand ziemlich weit nach hinten überragt, noch mehr als bei *Pristiurus*. Daher läuft der Ductus endolymphaticus, der den Vorderrand des U. posterior in einiger Entfernung begleitet, weit vor dem »Sinus superior utriculi anterioris«. Der Ductus endolymphaticus ist ein gerades, vertikales, ziemlich dickes Rohr (fast Bogengangsdiameter) und steigt wahrscheinlich direkt zur Apertura externa auf wie bei *Chimaera* (?). Unten erweitert er sich und gabelt sich in ein Hauptrohr nach hinten zum Sacculus und ein dünneres Rohr nach vorn zum Recessus utriculi. Diese Gabelung, die bei Elasmobranchiern sehr selten ist, wurde auch von HASSE (1868) und AYERS (1892) festgestellt.

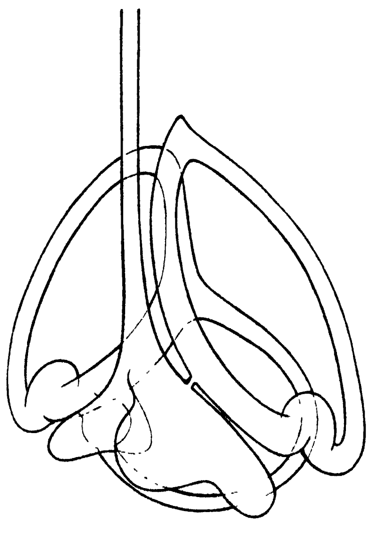


Abb. 15. *Zygaena malleus*, rechtes Labyrinth von medial, nach LLOYD und SHEPPARD.

Sacculus klein, nur wenig unter das Niveau der Ampullen reichend, mit dem Utriculus posterior durch eine kurze und sehr engeRöhre verbunden. Diese mündet im ventralen Drittel des U. posterior. Von der Macula neglecta und ihrem Nervenzweig erwähnen die Autoren nichts. Lagena ziemlich groß, zipfelförmig schräg nach unten gerichtet, vom Sacculus durch eine große Einbuchtung deutlich abgegliedert. Der Recessus utriculi liegt eng mit der vorderen und seitlichen Ampulle zusammen, ist größer als eine Ampulle und von eigenartiger Form, nämlich von vorn nach hinten gestreckt, seitlich zusammengedrückt, mit flachem Boden, daher von der Seite gesehen ziemlich dreieckig; der hintere Zipfel liegt lateral vom Sacculus. Der Recessus kommuniziert durch eine schmale Öffnung mit dem U. anterior und durch die oben genannte Röhre mit dem Ductus endolymphaticus. In der Beschreibung von LLOYD und SHEPPARD ist unklar, ob drittens noch eine schmale Öffnung direkt zum Sacculus hinzukommt. Das ist aber sehr unwahrscheinlich. Den Nervenzweig des Recessus utriculi haben die Autoren nicht gefunden.

Das Labyrinth ist auffällig hoch und kurz. Der Bogengangsapparat sieht aus, als wäre er von vorn nach hinten zusammengedrückt worden (siehe S. 559). Die vertikalen Kanäle sind ziemlich flach und umschließen mit ihren Utriculi je einen längsovalen Raum. Sie gehen vom distalen Ampullenende direkt nach oben und stehen auch zum oberen Ende der Utriculi im spitzen Winkel. Der hintere Kanalring ist nach oben sogar scharf zugespitzt. Die Längsachse der vorderen und hinteren Ampulle sind schräg ventralwärts gerichtet. Der laterale Kanal lauft, wie LLOYD und SHEPPARD sagen, horizontal; aber nach ihren Zeichnungen ist seine Ebene nach unten außen geneigt, so daß er von der Ampulle aus schräg nach unten abgeht und sich bis unter das Niveau des Sacculus senkt. Die hintere Umbiegungsstelle liegt der hinteren Ampulle auf. Der mediale Schenkel mündet in den U. anterior etwa in halber Höhe des Labyrinths. Die laterale Ampulle mündet vermittels eines kurzen, aber dicken Rohres. Von den Bogengängen ist der laterale am längsten, der vordere am kürzesten.

11. Familie: Rhinidae = Squatinidae (Engelfische).

Rhina squatina = *Squatina angelus* L. (Meerengel).

Beschreibung und Abbildungen von RETZIUS (1881). Beschreibung von TAFANI (1885). Abb. 16.

Die beiden Utriculi sind vollständig getrennt und durch den massigen Sacculus weit auseinandergedrängt. Beide sind sehr umfangreich; der vordere

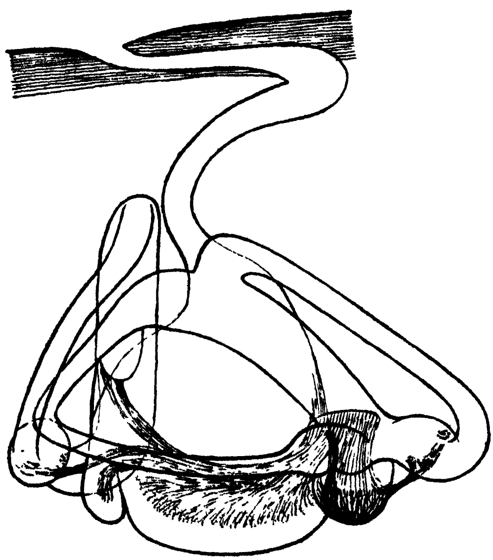


Abb. 16. *Rhina squatina*, rechtes Labyrinth von lateral, nach RETZIUS.

liegt schräg, der hintere steht fast vertikal. Der laterale Kanal mündet soweit oben und mit so starker Erweiterung in den U. anterior, daß er unmittelbar in ihn überzugehen scheint. Dagegen ist der darüber befindliche Teil des U. an-

terior (nach RETZIUS »Sinus superior«) zu einem ganz kurzen, relativ dünnen und scharf abgesetzten Stück reduziert. Die vertikalen Bogengänge gehen vom oberen Ende der Utriculi schräg nach unten (in spitzem Winkel) ab. Der dicke Ductus endolymphaticus geht vom dorsalen Sacculusende in s-förmiger Krümmung ab und macht, zum Saccus erweitert, eine große, weit nach vorn reichende Schleife. Die auffällig weite Apertura externa liegt ziemlich weit hinten.

Sacculus ungewöhnlich groß, weit dorsal verschoben, zum Teil medial vom Utriculus anterior liegend, mit dem U. posterior durch eine sehr weite, aber kurze Röhre in Verbindung. Am Boden des U. anterior befindet sich eine Öffnung, deren vorderer, rundlicher sehr weiter Teil in den Recessus führt, während der hintere, spaltförmige (nach RETZIUS lange, nach TAFANI sehr kurze) Teil eine direkte Kommunikation zum Sacculus darstellt. Recessus utriculi, vorn kugelig, nach oben medial zugespitzt, größer als eine Ampulle, liegt dicht unter der lateralen und nahe bei der vorderen Ampulle. Seine längliche Öffnung zum Sacculus ist enger als die zum Utriculus anterior und steht am Hinterende mit der genannten Spalte in Zusammenhang.

Lagena sehr klein, dem Sacculus angeschmiegt, aber durch einen tiefen Einschnitt von ihm getrennt, höher als sein Boden befindlich. Maculae deutlich getrennt. Ramulus neglectus zweiteilig, kräftig entwickelt.

Der vordere Bogengang ist sehr flach niedergedrückt, dem Utriculus anterior genähert und fast geradlinig, biegt jedoch vom distalen Ampullenende in sehr scharfer Krümmung aufwärts. Die Längsachse der vorderen Ampulle ist schräg nach unten gerichtet. Der laterale Kanal ist sehr lang. Seine hintere Umbiegungsstelle liegt ziemlich dicht über der Ampulla posterior. Die Verbindungsröhre der lateralen Ampulle zum Utriculus ist sehr weit und kurz.

Nach STEWART (1906) und NISHIO (1926) besteht die Otolithenmasse aus Sand. RETZIUS und TAFANI erwähnen davon nichts.

Rhina squatina wird häufig zu den Rochen gestellt. Das Labyrinth hat jedoch mehr Ähnlichkeit mit dem der Haie, besonders mit dem von *Acanthias vulgaris*.

3. Ordnung: Batoidei (Rochen).

Das Labyrinth der Rochen ist dem der Haie sehr ähnlich. Die von RETZIUS (1881) gegebene Charakteristik ist zu einer strengen Unterscheidung nicht brauchbar, weil die Merkmale teils auch für manche Haie zutreffen (Fehlen der utriculo-saccularen Spalte, Trennung von Macula sacculi und lagenae), teils nur für die Gattung *Raja* gültig sind (Form des Saccus endolymphaticus, Lage der Macula neglecta). Nach dem jetzt vorliegenden Material läßt sich nur soviel sagen, daß das Labyrinth der Rochen sich in den großen Variationsbereich des Hailabyrinths fast völlig einfügt, aber auf einen geringeren Bereich beschränkt. Daneben gibt es nur wenige Eigentümlichkeiten, die den Rochen ausschließlich zukommen.

Die Utriculi sind nicht nur im Innern, sondern auch äußerlich immer völlig getrennt; ihre Wände sind nirgends in Kontakt miteinander (im Unterschied zu manchen Haien, z. B. *Galeus* und *Pristiurus*). Zwischen ihnen und den Hohlräumen der Säckchen sind nur relativ enge und stets in der gleichen Weise angeordnete Kommunikationen offen geblieben. Sacculus und Utriculus anterior kommunizieren nie direkt, sondern nur durch Vermittlung des Recessus. Vom hinteren (oberen und medialen) Zipfel des Recessus geht nämlich 1. nach hinten ein ovales oder rundliches Loch bzw. eine kurze Röhre in den Sacculus, 2. ganz in der Nähe nach oben eine enge und stets röhrenförmige Verbindung (»Ductus utriculi«) zum U. anterior (bei Haien stets loch- oder spaltförmig, falls überhaupt vorhanden). Der Recessus utriculi ist bei den Rochen durchweg etwas größer als bei den Haien.

Die Verbindung des Sacculus zum Utriculus posterior ist immer röhrenförmig und meist ziemlich eng, ausnahmsweise sogar verschlossen. Die Macula neglecta liegt entweder am utricularen Ende dieser Röhre (wie bei Haien) oder ist auf das sacculare Ende oder auf die Sacculuswand verlagert. Die Lagena ist immer scharf vom Sacculus abgegliedert, ihre Macula immer von der des Sacculus getrennt.

Infolge der dorsoventralen Abplattung des ganzen Körpers ist der dorsoventrale Ausdehnungsbereich des Ductus endolymphaticus zwischen Haut und Labyrinthkapsel sehr eingeschränkt. Das Labyrinth selbst ist davon aber kaum beeinflußt. Zwar kommen ausgesprochen hohe Formen nicht vor, aber andererseits erreicht die Abplattung und Längsstreckung auch nicht solche Grade wie bei einigen Haien (*Chlamydoselachus, Acanthias vulgaris*). Die Occipitalregion und die Labyrinthe können ausgesprochen schmal sein, obwohl man das Gegenteil erwarten könnte.

Von den Familien der Rhinobatidae und Pristidae sind Labyrinthe nicht bekannt.

1. Familie: Rajidae.

Gemeinsame Merkmale von *Raja batis, clavata, fullonica, oxyrhynchus*:

Utriculus anterior und posterior auch äußerlich völlig getrennt und am oberen Ende ein wenig divergierend, viel dicker als die Bogengänge. Der U. anterior liegt sehr schräg. Der mediale Schenkel des lateralen Kanals mündet ziemlich weit oben und etwa senkrecht zu dem darüber befindlichen Teil des U. anterior. U. posterior ungewöhn-

lich lang und durch eine etwa rechtwinklige Biegung in einen hohen vertikalen und einen langen horizontalen (ampullaren) Schenkel gegliedert.

Der zwischen den Utriculi laufende Ductus endolymphaticus ist gerade und viel dünner als die Bogengänge und ist deutlich gegen den Sacculus abgegrenzt, über dessen Vorderrand er einmündet. Saccus endolymphaticus unter der Haut flächenartig ausgebreitet, das Niveau der Bogengänge kaum überragend, mündet mittels einer dünnen, schräg lateralwärts führenden Röhre nach außen. Die Apertura externa liegt auf einer kleinen Erhöhung der Haut.

Sacculus massig, aber fast nur nach hinten und oben ausgedehnt, daher größtenteils lateral vom Utriculus posterior gelegen. Seine dünne Medialwand ist fast ganz von dem riesigen, linsenförmigen Otolithen bedeckt. Macula sacculi sehr schmal und ungewöhnlich lang, sowohl nach vorn oben bis zur Recessusmündung als auch nach hinten oben über die Lagenamündung verlängert, in der vorderen Partie s-förmig gekrümmt; die mittlere Partie, ganz am unteren Rande des Sacculus, liegt horizontal. Nervenfasern zur Macula sehr kräftig entwickelt.

Der Ductus utriculo-saccularis posterior liegt im Gegensatz zu dem aller übrigen Elasmobranchier horizontal und geht vom U. posterior im rechten Winkel nach hinten ab. Die Macula neglecta ist auffälligerweise an sein sacculares Ende oder sogar auf die mediale Sacculuswand verschoben. Sie ist einheitlich, oval oder nierenförmig. Ramulus neglectus sehr lang.

Der Recessus utriculi liegt der vorderen Ampulle sehr nahe (ist jedoch von ihr und dem vorderen Teil des U. anterior durch eine tiefe Einfaltung völlig getrennt). Er ist größer als eine Ampulle, kugelig bis birnenförmig, nach hinten medialwärts verlängert. Dort führt eine ovale Öffnung oder Röhre in den Sacculus und ganz in deren Nähe (von der laterodorsalen Wand) eine engere Röhre nach hinten oben in den U. anterior. Macula utriculi ziemlich klein, mit gut entwickelter Lacinia, deren Nervenfasern zum Teil dem Zweig der lateralen Ampulle angeschlossen sind.

Lagena bedeutend kleiner als eine Ampulle, vom Sacculus durch einen tiefen, spitzen Einschnitt abgegliedert. Macula von der des Sacculus deutlich getrennt.

Von den Bogengängen ist der vordere am dicksten und kürzesten, der laterale am dünnsten, aber etwa so lang wie der hintere. Von den Ampullen ist die hintere weitaus am größten, aber relativ am flachsten, die laterale am kleinsten, aber relativ am höchsten gewölbt. Die laterale Ampulle mündet in den U. anterior mit sehr weiter Öffnung.

Nerv deutlich in Ramus anterior und posterior gegliedert. Der Ramus posterior wird unter dem Sacculus vom Glossopharyngeus gekreuzt, der die Labyrinthkapsel durchläuft und zwischen Lagena und hinterer Ampulle verläßt. Der Vaguskanal hat ein großes längliches Fenster zur Labyrinthkapsel, das nach Entfernung seiner Membran Einblick auf die hintere Ampulle gewährt.

Über das postembryonale Wachstum bei *Raja* siehe WERNER (1926).

Raja clavata L. (Nagelroche, Dornroche).

Beschreibung und Abbildungen von RETZIUS (1881). Material aus Helgoland, Körperlänge 18—76 cm.

Die Bogengänge sind in hohen Bögen gewölbt und lassen dadurch das Labyrinth als Ganzes sehr hochgebaut erscheinen. Die vertikalen Kanäle sind durch eine schärfere Krümmung in einen oberen, teilweise geraden und in einen unteren (ampullaren) Schenkel gegliedert. Der Utriculus posterior ist ein relativ dünnes Rohr, ist aber über und unter dem Abgang des Ductus utriculo-saccularis posterior verdickt.

Die Kommunikationsröhren des U. anterior zum Recessus und des U. posterior zum Sacculus sind relativ sehr breit und erreichen etwa den Durchmesser eines Bogenganges. Macula neglecta ziemlich groß, größtenteils oder ganz auf die freie Sacculuswand verschoben. Der Ramulus neglectus ist sehr kräftig und spaltet nach RETZIUS hinten einen feinen, im Bogen laufenden Nebenzweig ab. Die laterale Ampulle mündet mit einer deutlichen Röhre in den Utriculus anterior zwischen der vorderen Ampulle und der Öffnung des Ductus utriculi. Die Macula sacculi zeichnet *Retzius* sehr breit und kurz und fälschlich ohne den vorderen Dorsalfortsatz.

Der Saccus endolymphaticus ist ziemlich lang und reicht mit seinem medialen Schenkel weit nach hinten.

Länge der untersuchten Labyrinthe: 7,4—28,2 mm.

Raja fullonica L. (Chagrinroche).

Material aus Herdla, Körperlänge 70 und 104 cm. Abb. 17.

Die Knickung der vertikalen Bogengänge ist viel schärfer ausgeprägt und beträgt einen rechten oder spitzen Winkel. Die einzelnen Abschnitte sind zum Teil ganz geradlinig, der obere Schenkel des hinteren Kanals sogar zum Teil konkav eingesenkt. Das ganze Labyrinth erhält dadurch einen sehr charakteristischen Anblick.

Der Utriculus posterior ist unterhalb seiner Kommunikation zum Sacculus eckig nach hinten ausgebuchtet. Im Zusammenhang damit

beginnt die Kommunikationsröhre außerordentlich weit, verengt sich aber trichterförmig bis zur Mündung in den Sacculus. Die Macula neglecta liegt in der Röhre und ragt nur mit dem hinteren Ende auf die freie Sacculuswand. Ramulus neglectus einfach, sehr breit, läuft erst schräg nach hinten, dann mit einem scharfen Knick vertikal nach oben.

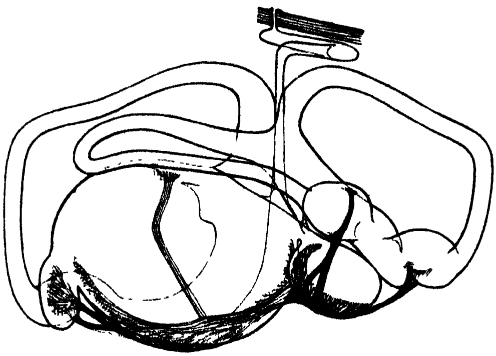


Abb. 17. *Raja fullonica*, rechtes Labyrinth von lateral.

Ductus utriculi viel enger als bei *R. clavata* und sehr schwer erkennbar. Die laterale Ampulle mündet weiter vorn, unmittelbar an der vorderen Ampulle, mit großem Loch (ohne eigentliche Röhre). Der Saccus endolymphaticus bildet eine große Schleife nach vorn und ist nur sehr wenig nach hinten ausgedehnt. Mündungsröhre sehr lang, fast horizontal durch die Haut führend.

Länge der Labyrinthe 21,2 und 30 mm.

Raja batis L. (Glattroche).

Beschreibung und Abbildungen von RETZIUS (1881). Material aus Helgoland, Körperlänge 40—121 cm.

Die Bogengänge sind viel gleichmäßiger gekrümmt, niedriger gewölbt, relativ dicker und kürzer als bei den vorigen Arten. Dadurch erscheint auch das Labyrinth als Ganzes niedriger und länger. Der Utriculus posterior ist über seiner Kommunikationsröhre zum Sacculus dicker als darunter. Die Röhre ist kürzer und enger als bei den vorigen Arten. Im Zusammenhang damit ist die Macula neglecta kleiner, ihr Nerv dünner, jedoch mit ähnlichem Nebenzweig wie bei *R. clavata* versehen (nach RETZIUS).

Die laterale Ampulle mündet in einer gewissen Entfernung von der vorderen Ampulle. Saccus endolymphaticus kurz, aber sehr dick

und breit, nach hinten etwas weniger als nach vorn ausgedehnt; die beiden Schenkel sind im Innern nur wenig getrennt.

Länge der untersuchten Labyrinthe 14,8—36,2 mm. Das Labyrinth des Präparates im Museum zu Göteborg (Kollektionsnummer 2602) ist 54 mm lang und stammt von einem etwa 1,80 m langen Tiere.

Raja oxyrhynchus L. (Spitzschnäuziger Roche).

Exemplar aus Herdla, Körperlänge 75 cm. Abb. 18.

Das Labyrinth ist dem der vorigen Art sehr ähnlich. Die Bogengänge sind zwar etwas dünner und länger, jedoch ebenfalls sehr gleichmäßig gekrümmt. Der Utriculus anterior hat jedoch eine ganz andere Gestalt. Er ist an der Einmündung des lateralen Kanals sehr verbreitert, hinter der Mündung der lateralen Ampulle eingesenkt. Die Ampulle mündet auch viel weiter vorn, beinahe in die hintere Partie der vorderen Ampulle. Utriculus posterior unter der Kommunikationsröhre zum Sacculus leicht verdickt. Die Röhre ist relativ eng aber lang. Macula neglecta klein, ganz auf die freie Sacculuswand verlagert. Ramulus neglectus dünn, einfach, fast vertikal emporsteigend.

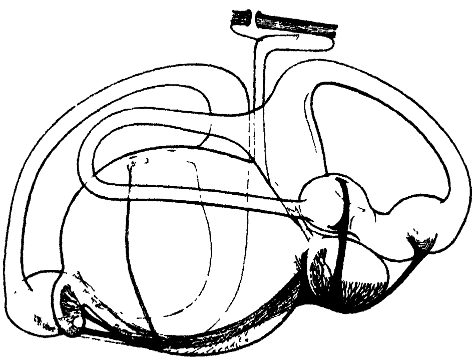


Abb. 18. *Raja oxyrhynchus*, rechtes Labyrinth von lateral

Saccus endolymphaticus ähnlich wie bei *R. fullonica* eine einfache Schleife nach vorn bildend, doch mit breiterem Medialschenkel und mit kürzerer, dickerer Mündungsröhre.

Länge des Labyrinths etwa 22 mm.

Das Labyrinth, das Tafani (1885) unter dem Namen *Dasybatis astherias* beschreibt, gehört höchstwahrscheinlich einem Rajiden an. Es zeigt unverkennbare Merkmale dieser Familie (Lage des Ductus utriculo-saccularis posterior und der Macula neglecta) und hat große Ähnlichkeit mit *Raja clavata*. Unterschiede: Ductus endolymphaticus trichterförmig in den Sacculus übergehend; Macula neglecta und ihr Nerv zweiteilig; U. posterior von gleichmäßigem und ziemlich geringem Durchmesser, weniger scharf in horizontalen und vertikalen Schenkeln geknickt. Leider ist die Beschreibung wertlos, da die Art nicht zu identifizieren ist. Die etwa in Frage kommende Art *Raja astherias* ist selbst sehr zweifelhaft.

2. Familie: Torpedinidae (Zitterrochen).

Gemeinsame Merkmale von *Torpedo ocellata* und *marmorata*: Utriculi völlig getrennt und voneinander abgerückt. Zwischen ihnen verläuft der Ductus endolymphaticus, der schon im Bereich der Bogengänge sich konisch in den Sacculus fortsetzt. Oberhalb des Schädels bildet er eine einfache Schleife nach vorn. Beide Utriculi nicht viel dicker als die Bogengänge. Der hintere Utriculus liegt sehr schräg, im unteren Teil horizontal, so daß die Ampulla posterior weit nach hinten verlagert wird. Der ganze Bogengangsapparat ist dadurch rostrocaudal sehr gestreckt und flach. Das Labyrinth als Ganzes erscheint jedoch viel höher, weil die Säckchen, besonders die Lagena, weit unterhalb des Niveaus der Ampullen und Bogengänge ausgedehnt sind.

Recessus utriculi größer als eine Ampulle, der vorderen Ampulle genähert, doch innerlich vollständig von ihr getrennt, kommuniziert mit dem Sacculus durch eine relativ große Öffnung. Vom Utriculus anterior führt eine außerordentlich enge Röhre (Ductus utriculi) nach unten vorn in den Recessus, und zwar unmittelbar über dessen Mündung in den Sacculus. Der laterale Rand der Macula utriculi liegt sehr niedrig.

Die Form des Sacculus ist eine charakteristische Besonderheit von *Torpedo*. Seine ventrale Region ist nach hinten verlagert. Dadurch ist die ursprüngliche Vertikalachse des Sacculus (die durch den Ductus endolymphaticus bestimmt wird) schräg von vorn oben nach hinten unten geneigt. Macula klein, schmal, am Boden des Sacculus, ohne vorderen Dorsalfortsatz, aber etwas nach hinten oben verlängert.

Der Ductus utriculo-saccularis posterior mündet in den U. posterior mit mittelgroßer Öffnung (Bogengangsdurchmesser). Nahe dieser die kleine einfache Macula neglecta. Am Sacculus ist die Röhre verengt oder geschlossen. Lagena relativ groß, vom Sacculus scharf im rechten Winkel nach unten abgeknickt.

Hinterer Kanalring viel größer als der vordere. Lateraler Bogengang sehr lang, weit durch den Innenraum des hinteren Kanals kaudalwärts und dorsalwärts reichend, dort zweimal fast im rechten Winkel umgebogen. Der mediale Schenkel mündet in den Utriculus anterior weit dorsal. Ampullen dick und rundlich, mit ganz gering ausgebildetem Sulcus transversus. Ampulla lateralis mit ausgeprägter Mündungsröhre.

Der Nervus octavus tritt in der Labyrinthkapsel sehr weit unten ein, noch unterhalb des Sacculus. Daher sind die Zweige zu den Ampullen und zur Macula neglecta sehr lang. Ramulus neglectus und Ramulus ampullae externae ungeteilt.

Torpedo ocellata RUD. = *T. narce* RISSO (Gefleckter Zitterroche).

Material aus Neapel. Abb. 19.

Die beiden vertikalen Bogengänge vom oberen Ende der Utriculi im stumpfen Winkel schräg nach oben abgehend, erst in einiger Entfernung davon nach unten abgeknickt. Ductus endolymphaticus zwischen den Utriculi sehr dick, oberhalb der Labyrinthkapsel zu einem großen Saccus endolymphaticus erweitert, der weit nach vorn reicht; seine dorsoventrale Ausdehnung ziemlich gering.

Recessus utriculi dorsoventral abgeflacht, lateral vom Sacculus nach hinten ausgedehnt, berührt den Utriculus anterior nur an einer kleinen Stelle. Die enge Röhre, die die Kommunikation beider her-

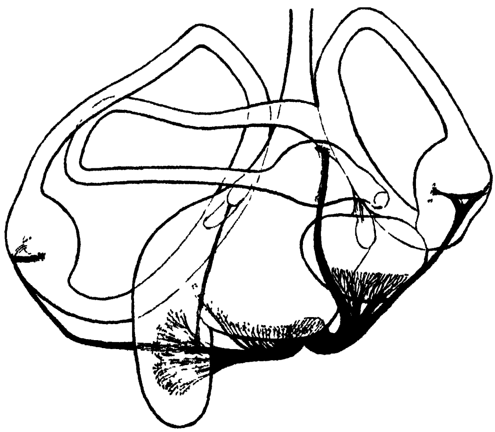


Abb. 19. *Torpedo ocellata*, rechtes Labyrinth von lateral.

stellt, geht vom U. anterior weiter hinten und mehr lateral ab, wo beide Räume weit voneinander entfernt sind. Sie mündet in den Recessus nahe dem recceso-saccularen Loch.

Sacculus ziemlich groß, nach hinten oben sowie lateralwärts weit ausgebuchtet. An der hinteren oberen Wand läuft die Verbindungsröhre vom Utriculus posterior schräg nach vorn unten. Sie ist relativ weit (Bogengangsdurchmesser), endigt aber blind, ohne sich in den Sacculus zu öffnen. Beim neugeborenen Tier ist eine freie, aber stark verengte Öffnung in dem Sacculus vorhanden. Macula lagenae groß, von der M. sacculi getrennt.

Vordere und hintere Ampulle sind schräg nach oben gerichtet und senden ihre Kanäle daher nach oben aus. Canalis posterior leicht s-förmig gebogen. Nervenzweig der hinteren Ampulle geknickt. Mündungsröhre der lateralen Ampulle etwa so lang wie die Ampulle selbst,

ziemlich weit, aber an der Mündung in den Utriculus anterior auf Bogengangsdurchmesser verengert. Medialer Schenkel des lateralen Bogengangs an der Mündung in den Utriculus verdickt. Von den Ampullen ist die hintere weitaus am größten, die laterale am kleinsten. Laterale Ampulle oberhalb vom Hinterende des Recessus utriculi, durch Zwischenraum von diesem getrennt.

Statt der Otolithen ist in den Säckchen fremdes Material vorhanden, was schon Nishio berichtet (1926). Nervus octavus deutlich in Ramus anterior und posterior geteilt.

Länge des dargestellten Labyrinths (Abb. 19) von der vorderen zur hinteren Ampulle 14,5 mm (Länge des Tieres 41 cm).

Die Lagena und der Utriculus posterior nahe der Ampulle sind von der vorderen Portion des Vagus nur durch eine bindegewebige Scheidewand getrennt.

Hellmann (1898) kommt auf Grund von embryologischen Untersuchungen zu der Auffassung, daß der obere Teil des Sacculus als »häutiges Vestibulum« dem Sacculus und Utriculus entspräche, und rechnet die Utriculi zu den Bogengängen (vgl. S. 536). Seine unvollständige Beschreibung des erwachsenen Labyrinths ist in vielen Punkten unzutreffend. Z. B. soll der Utriculus anterior (der »vordere Bogengang«) mit dem Sacculus (»Vestibulum«) durch einen länglichen Spalt kommunizieren. In dem vorderen und hinteren Rand des oberen Sacculusteiles glaubt H. zwei »Halbröhren« zu erkennen, die der bei Säugetieren und Menschen vorhandenen Gabelung des Ductus endolymphaticus in je eine Röhre zum Sacculus und Utriculus entsprechen sollen. Die Sulci transversi der Ampullen sollen wie die Ebenen der Bogengänge räumliche rechte Winkel zueinander bilden und sich auf Sagittal-, Frontal- und Horizontalebenen verteilen. Diese Angabe gründet sich wohl mehr auf ein vorgefaßtes Schema als auf exakte Messungen.

Das älteste der von Hellmann beschriebenen Embryonalstadien (33 mm Körperlänge) zeigt schon viele der charakteristischen Formmerkmale des erwachsenen Labyrinths.

Torpedo marmorata Risso.

Beschreibung und Abbildungen des Labyrinths von Retzius (1881).

Das Labyrinth unterscheidet sich von dem der vorigen Art in folgenden Punkten: Die beiden vertikalen Bogengänge vom oberen Ende der Utriculi direkt schräg nach unten abgehend. Ductus endolymphaticus zwischen den Utriculi viel enger, dorsalwärts so hoch ausgedehnt, daß die Hautöffnung noch

um eine ganze Labyrinthhöhe höher liegt als die Bogengänge (in diesem Punkte scheinen mir die Zeichnungen von RETZIUS zweifelhaft); Saccus endolymphaticus kürzer und erst sehr hoch über den Bogengängen abbiegend.

Recessus utriculi etwas größer, Sacculus aber bedeutend kleiner, besonders in der rostrokaudalen Ausdehnung des Bodens, daher auch Macula sacculi kürzer. Auch M. lagenae etwas kleiner, nicht so weit ventralwärts ausgedehnt. Der Ductus utriculo-saccularis posterior, ein langes enges vertikales Rohr, mündet in den Sacculus mit sehr enger, in den Utriculus posterior mit etwas weiterer Öffnung (nahezu Bogengangsdurchmesser).

Die laterale Ampulle liegt relativ zum Recessus utriculi etwas weiter vorn, vor allem weil ihre Verbindungsröhre zum Utriculus anterior kürzer ist. Diese Röhre ist viel enger als der laterale Bogengang, ein seltener und physiologisch höchst bedeutsamer Befund. Der mediale Schenkel des lateralen Kanals ist an der Einmündung in den Utriculus kaum verdickt.

Die Otolithenansammlungen scheinen denen der übrigen Rochen ähnlich zusammengesetzt zu sein, also wohl aus Kalk zu bestehen.

Torpedo occidentalis STORER.

Die Art kommt an der atlantischen Küste von Nordamerika vor. Beschreibung und stark schematisierte Abbildung des Labyrinths von AYERS (1892).

Die Darstellung des Autors weicht in wesentlichen Punkten nicht nur von den Beschreibungen der beiden anderen *Torpedo*-Arten, sondern von allem ab, was über Hai- und Rochenlabyrinthe bekannt ist. Die beiden Utriculi sind nicht getrennt. Die birnenförmig erweiterte mittlere Partie des Labyrinths (»utriculo-saccular chamber«) entspricht dem Sinus superior utriculi der Knochenfische, fallt aber auch gleichzeitig mit dem konisch erweiterten Teil des Ductus endolymphaticus bzw. dem oberen Ende des Sacculus zusammen (ähnlich HELLMANNS Auffassung von *T. ocellata*). In das Dorsalende dieses Gebildes (»utriculo-saccular conus«) öffnen sich mit einer gemeinsamen Mundung die oberen, angeschwollenen Enden von allen drei Bogengangen. Der laterale vereinigt sich vorher mit dem hinteren zu einer langsovalen Erweiterung (»ama«). Andererseits münden die vordere und die seitliche Ampulle mit einer gemeinsamen dünnen Verbindungsröhre in den vorderen Teil des »Utriculus«.

Übereinstimmend mit *T. ocellata* und *marmorata* ist nur die relative Größe des Recessus utriculi sowie die Lage und Form des Sacculus und der Lagena. Eine Nachprüfung dieser Beschreibung ist dringend erwünscht.

3. Familie: Trygonidae (Stachelrochen).

Gemeinsame Merkmale von *Trygon pastinaca* und *Trygon centrurus*: Die beiden Utriculi sind innerlich und äußerlich völlig voneinander getrennt. Utriculus posterior und der obere Teil des U. anterior sind nicht oder nur wenig dicker als die zugehörigen Bogengänge. Unterhalb der Einmündung des lateralen Kanals ist der U. anterior viel um-

fangreicher. Oberhalb davon laufen beide Utriculi vertikal, einander parallel und durch den dazwischenliegenden Ductus endolymphaticus getrennt. Dieser erweitert sich trichterförmig beim Übergang in den Sacculus.

Sacculus klein, ventral nur wenig oder gar nicht unter das Niveau der Ampullen reichend und auch dorsalwärts nur wenig ausgedehnt. Der Ductus utriculo-saccularis posterior ist röhrenförmig, merklich enger als ein Bogengang und mündet in den U. posterior nicht sehr hoch (etwas unter der Mitte). Lagena zipfelförmig, vom Sacculus durch eine scharfe Einkerbung abgegliedert, der Ampulla posterior genähert. Der Recessus utriculi, kugelig, ziemlich groß, liegt dicht unter der lateralen Ampulle und ist von der vorderen Ampulle weiter abgerückt. Ramulus neglectus lang, dünn, einfach.

Der vordere und hintere Bogengang sind etwa gleichgroß, der laterale bedeutend kleiner. Der laterale hat einen eigenartigen Verlauf. Er biegt kurz hinter der Ampulle nach oben, so daß sich seine hintere Umbiegungsstelle hoch über der hinteren Ampulle, ungefähr in der Mitte des hinteren Kanalringes befindet. Von da geht der mediale Schenkel horizontal oder sogar etwas nach vorn abwärts zum U. anterior, wo er in mäßiger Höhe mündet. Die Ebene des lateralen Kanals ist also, verglichen mit den übrigen Labyrinthteilen, von hinten oben nach vorn unten geneigt. Die laterale Ampulle mündet in den U. anterior mit einer kurzen, aber sehr engen Röhre. Proximal von der vorderen Ampulle ist der U. anterior eingeschnürt, so daß auch hier eine Art Mündungsröhre zustande kommt.

Vordere und hintere Ampulle, Recessus utriculi, Sacculus und Lagena liegen fast in einem Niveau. Dadurch erscheint der Bogengangsapparat besonders hoch (vgl. *Selache maxima*).

Über *Dasybatis* (*Trygon*) *astherias* siehe S. 526.

Trygon pastinaca L. (Stechroche).

Beschreibung und Abbildungen von Retzius (1881). Abb. 20.

Ductus endolymphaticus zwischen den dorsalen Teilen der Utriculi sehr dünn und erst unmittelbar über dem Sacculus erweitert. Oberhalb des Schadeldaches bildet er, als Saccus endolymphaticus erweitert, zwei kurze Schleifen, eine nach vorn und eine nach hinten, und steigt dann vertikal zur Apertura externa auf. Die Entfernung zwischen der Kopfoberfläche und dem dorsalen Ende der Utriculi beträgt etwa die Halfte der Labyrinthhöhe.

Recessus utriculi wie gewöhnlich kleiner als der Sacculus, kommuniziert durch ein langes, gekrümmtes und sehr enges Rohr mit dem U. anterior, durch eine große, rundlich ovale Öffnung mit dem Sacculus. Der Ductus utriculo-

saccularis posterior ist kurz, vertikal und enthält nahe dem oberen Ende die kleine Macula neglecta. Sacculus nach hinten oben mit einer Ausbuchtung versehen, in die sich ein Zipfel der Macula fortsetzt. Lagena kleiner als eine Ampulle. Alle drei Maculae sind nach hinten oben in einen Zipfel ausgezogen.

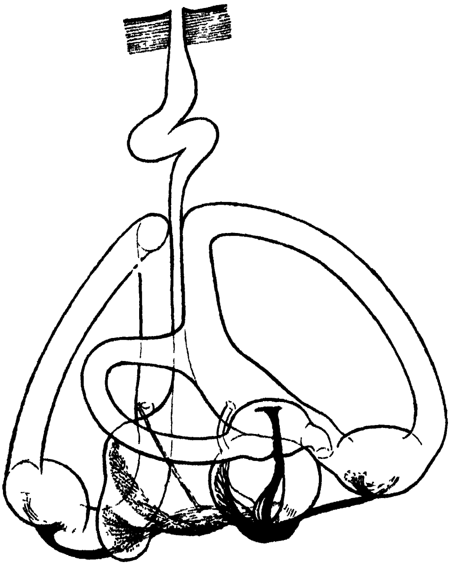


Abb. 20. *Trygon pastinaca*, rechtes Labyrinth von lateral, nach RETZIUS.

Ampullen relativ groß, am größten die hintere, am kleinsten die laterale. Verbindungröhre der lateralen Ampulle gekrümmt und wesentlich enger als der Bogengang. Der laterale Kanal ist etwas enger als die beiden vertikalen.

RETZIUS meint, das Labyrinth von *Trygon pastinaca* zeige im Gegensatz zu dem der *Raja*-Arten eine große Annäherung an die Haie. Das betrifft aber nur ganz wenige und unwesentliche Merkmale.

Trygon (= *Dasybatis*, *Dasyatis*) *centrurus* MITCHIL.

Beschreibung und schematisierte Abbildung von AYERS (1892). Abb. 21.

Ductus endolymphaticus zwischen den Utriculi viel dicker als diese selbst und sich allmählich nach unten noch mehr erweiternd. Er geht jedoch nicht im ganzen in den Sacculus über, sondern gabelt sich in zwei etwas engere Röhren, von denen nur die hintere in den Sacculus, die vordere aber zum Recessus utriculi führt (vgl. *Zygaena malleus*). Sacculus und Recessus utriculi kommunizieren daher nur durch Vermittlung des Ductus endolymphaticus. Recessus utriculi ganz ungewöhnlich groß, sogar noch etwas größer als der Sacculus. Die Kommunikationsöffnung des U. anterior ist sehr weit nach hinten oben verschoben. Der Ductus utriculo-saccularis posterior enthält in der Mitte seines Verlaufes die Macula neglecta, von AYERS »Crista abortiva« oder »abortives Kanalorgan«

genannt. Der Ductus kann in einigen Fällen sein Lumen verlieren und zu einem soliden Strang werden. In diesen Fällen würde wie bei *Torpedo ocellata* der Hohlraum des hinteren Kanalringes vom übrigen Labyrinth abgeschlossen. Das Schicksal der Macula neglecta bedarf der naheren Untersuchung. Die Lagena ist größer als eine Ampulle, lang zipfelförmig und schräg ventralwärts gestreckt, von der Ampulla posterior weiter entfernt, als es nach der Abbildung scheint.

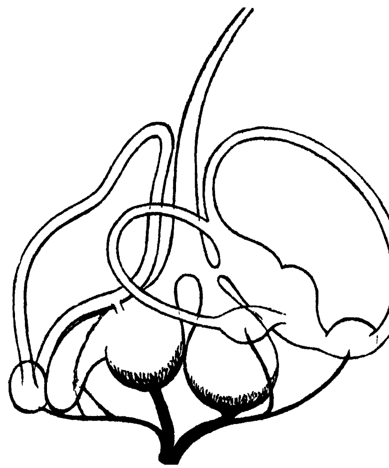


Abb. 21. *Trygon centrurus*, rechtes Labyrinth von lateral, nach Ayers.

Der U. anterior geht in gleichmäßiger Krümmung ohne Grenze in den Canalis anterior über. Der letztere erreicht seine höchste Wölbung daher erst in einiger Entfernung weiter vorn. Die Verbindungsröhre der lateralen Ampulle hat etwa den gleichen Durchmesser wie der Kanal. Obwohl Ayers angibt, daß er 36 Labyrinthe untersucht hat, so müssen doch manche Einzelheiten in Zweifel gezogen werden, z. B. die eigenartige Verdickung des U. anterior, die mehrfache Krümmung des Utriculus und Canalis posterior u. a. Der Verlauf der Nerven ist grob schematisiert.

4. Familie: Myliobatidae (Adlerrochen).

Myliobatis noctula Bp.

Beschreibung und Abbildung von Tafani (1885). Vermutlich stammt das Labyrinth von *Myliobatis aquila* Dum. Abb. 22.

Die Utriculi sind ungewöhnlich lang, hoch und dünn, divergieren am oberen Ende und gehen hier ohne deutliche Grenze im Bogen in die vertikalen Bogengänge über. Das Labyrinth als Ganzes erscheint dadurch fast ebenso hoch wie lang. Seine auffälligste Eigenart ist die beträchtliche Größe und Weite des vorderen Kanalringes, die vor allem auf der Verlängerung und Knickung des U. anterior beruht. Der horizontale, vordere Schenkel des U. anterior ist so weit nach vorn verlängert, daß die vordere Ampulle weit von der lateralen Ampulle und dem Recessus utriculi abgerückt ist. Der mediale Schenkel des lateralen Kanals mündet in den U. anterior ziemlich weit unten. Der hintere Utriculus ist gleichmäßiger gekrümmt und bildet mit seinem Bogengang einen ovalen Ring.

Der Ductus endolymphaticus geht vom Sacculus mit leichter konischer Erweiterung aus, verläuft als langes dünnes Rohr zwischen den oberen Teilen der Utriculi und macht als Saccus endolymphaticus eine einfache, ziemlich große Schleife nach vorn. Die dorsoventrale Ausdehnung außerhalb des Schädels ist sehr gering, die Mündungsröhre ganz kurz.

Die drei Otolithensäckchen ragen mäßig weit unter das Niveau der Ampullen und liegen in einer Linie hintereinander. Der Recessus utriculi ist ungewöhnlich groß (wie bei *Trygon centrurus*). Der Sacculus ist rundlich, mittelgroß, mit seinem hinteren oberen Ende an die laterale Fläche des U. posterior verschoben, dorsal nur wenig ausgedehnt. Macula sacculi nach hinten oben weit über die Lagenaöffnung hinaus verlängert (wie bei *Trygon pastinaca*). Ductus

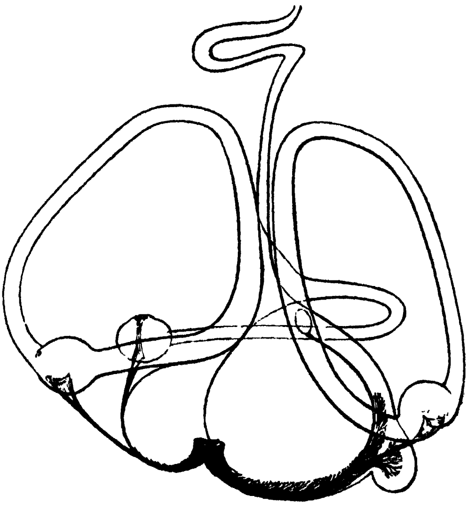


Abb. 22. *Myliobatis noctula*, rechtes Labyrinth von medial, nach TAFANI.

utriculo-saccularis posterior sehr kurz, etwa vom Durchmesser eines Bogenganges. Der einfache Nervenzweig zur Macula neglecta geht vom Ramus posterior erst sehr weit hinten ab und läuft im Bogen nach oben und vorn. Lagena klein, vom Sacculus durch eine spitze Einkerbung abgegliedert, mit enger Öffnung mündend.

Der laterale Bogengang ist ziemlich kurz. Die Längsachse der hinteren Ampulle ist schräg nach oben gerichtet.

Das Labyrinth hat sehr viel Ähnlichkeit mit dem der Trygoniden.

III. Allgemeiner Teil: Erklärung der Labyrinthformen.

Die vorstehende Sammlung von Einzelbeschreibungen gibt einen Überblick über die enormen Abwandlungen, deren das Labyrinth in dieser Gruppe von Wirbeltieren fähig ist. Schon die systematische Gruppierung bringt eine gewisse Ordnung in die Mannigfaltigkeit, weil die Labyrinthe verwandter Arten auch mehr oder minder ähnliche Charakterzüge aufweisen. Wir können danach viele Besonderheiten als Art-, Gattungs- oder Familienmerkmale auffassen. Wir können weiterhin versuchen, durch Konstruktion phylogenetischer Reihen die abweichenden Formen enger zu verknüpfen (siehe S. 573).

Das Studium der ontogenetischen, auch der postembryonalen Entwicklung leistet ebenfalls Dienste zur Ableitung der erwachsenen Formen, wie ich früher an Rochen gezeigt habe (1926). Die vergleichende Anatomie lehrt in der Formenvielheit das prinzipiell Gleiche erkennen.

Aber alle diese deskriptiv-morphologischen Betrachtungsweisen, so notwendig sie immer bleiben werden, befriedigen heute nicht mehr. Wir verlangen die Beziehungen der Form zur Funktion zu wissen. Jedoch sind Speciesunterschiede in der experimentell erfaßbaren Labyrinthfunktion, z. B. in den Lage- und Bewegungsreflexen, kaum bekannt. Versuche an anderen Fischgruppen, Parallelen zwischen Aufenthaltsort und gewissen Formmerkmalen des Labyrinths zu finden, sind bisher fehlgeschlagen. Und doch müssen wir sehr enge Beziehungen zwischen Form und Funktion bzw. Lebensweise erwarten. Die vergleichende Physiologie, in engster Zusammenarbeit mit der vergleichenden Formforschung, müßte uns ein weiteres Verständnis vieler Eigentümlichkeiten ermöglichen. Dazu kommt schließlich noch die causale Morphologie oder Entwicklungsmechanik, die nachweisen müßte, warum im Einzelfall sich diese und keine andere Form entwickelt.

Alle diese Betrachtungsweisen sind unentbehrlich und müssen kombiniert werden, wenn wir die Vielheit von Labyrinthformen erklären wollen. Da es sich um Variationen innerhalb einer scharf umschriebenen systematischen Gruppe handelt, so können als gegeben vorausgesetzt werden: die Existenz und prinzipielle Anordnung der Hauptteile, d. h. der drei Bogengänge mit ihren Ampullen, des Utriculus nebst Recessus utriculi, sowie des Sacculus nebst Lagena und Ductus endolyphaticus. Die erklärungsbedürftigen Besonderheiten werden zweckmäßig in folgende Gruppen zusammengefaßt:

1. Gewebszusammenhang der Wände des häutigen Labyrinths und die dadurch bedingten Kommunikationen der Endolymphräume.

2. Die relative Lage der Labyrinthteile zueinander, zu den umgebenden Organen des Kopfes und zu den Ebenen des Raumes.

3. Die relative Größe der Teile und des Labyrinths als Ganzes.

Diese Gruppen müssen getrennt behandelt werden. Denn sie sind nicht allen Betrachtungsweisen in gleicher Weise zugänglich. Die erste Gruppe soll im folgenden vergleichend-anatomisch (Kapitel 1—4), die zweite vorwiegend causal-morphologisch (Kapitel 5—9), die dritte mit Bezug auf die Funktion (Kapitel 10) betrachtet werden.

1. Vergleichende Anatomie des Utriculus.

Über die vergleichend-anatomische Deutung des Labyrinths der Haie und Rochen gibt es drei widersprechende Auffassungen. Nach der ersten dürfen die centralen Anteile der Bogengangsringe gar nicht zum Utriculus gerechnet werden (Hellmann, Brock), nach der zweiten nur die des vorderen und seitlichen Bogenganges (Hasse, Retzius), nach der dritten auch die des hinteren Bogenganges (Retzius, Stewart). In seinen Beschreibungen und Abbildungen bezeichnet Retzius (1881) als Utriculus den röhrigen Hohlraum, der dem vorderen und lateralen Bogengangsring gemeinsam ist, also zwischen den Mündungen der Ampullen einerseits und den Mündungen der »glatten« Bogengangsenden andererseits. Dieser Auffassung entsprechend wird das obere Ende der Röhre als Sinus superior utriculi, die Kommunikation zum Recessus als Ductus utriculi, die Kommunikation zum Sacculus als Canalis utriculo-saccularis bezeichnet. Die Kommunikation des hinteren Kanalrings mit dem Sacculus wird Ductus canalis posterioris genannt. Im Gegensatz dazu sagt Retzius in den »allgemeinen Bemerkungen« (S. 214—221), daß sich der Sinus superior, der bei allen anderen Wirbeltieren einheitlich ist, bei den Haien und Rochen zweifellos vertikal gespalten habe, und daß der hintere Anteil zusammen mit dem hinteren Kanal eine eigne Abteilung bilde. Die embryologischen Untersuchungen Hellmanns (1898) bestätigen die letztere Auffassung. Denn es wird in der Tat die dem Sinus superior entsprechende Partie der Labyrinthblase in die Anteile der Bogengänge und des Ductus endolymphaticus aufgespalten. Es ist also kein Zweifel, daß die in sich geschlossenen Bogengangsringe den »halbkreisförmigen Kanälen« der übrigen Wirbeltiere nicht homolog sind. Unbegreiflicherweise führt Hellmann eine Nomenklatur ein, die diesen Ergebnissen völlig widerspricht. Die Kanalringe einschließlich ihrer utricularen Anteile nennt er »Bogengänge«. Den Sacculus nennt er »Vestibulum«, da seine dorsale Region dem Utriculus der übrigen Wirbeltiere entspräche, was aber keineswegs bewiesen ist. Da er nun auf diese Weise den Utriculus in den Sacculus, d. h. in die Pars inferior, hineinversetzt hat, muß er zu dem Fehlschluß kommen, daß bei Haien und Rochen eine Scheidung von Pars inferior und superior noch nicht stattfindet. Diese verwirrende Auffassung hat auch Brock (1926) sich zu eigen gemacht. Im scharfen Gegensatz dazu steht die Nomenklatur von Stewart (1905, 1906), der, wie es scheint, an die allgemeinen Bemerkungen von Retzius anknüpft. Nach ihm ist der Utriculus in die Anteile der Bogengangsringe aufgeteilt, und damit in einen Utriculus anterior

und einen Utriculus posterior aufgespalten. Bogengang heißt nur derjenige Anteil der Kanalringe, der den Bogengängen (»Canales semicirculares«) der übrigen Wirbeltiere homolog ist. Ich bin in den vorhergehenden Beschreibungen dieser Auffassung gefolgt und werde im folgenden die nähere Begründung geben. HELLMANNS Irrweg hat seine Ursache darin, daß der Autor die Begriffe Pars superior und Pars inferior, die für die »höheren« Wirbeltiere geprägt worden sind, auf das Labyrinth der Haie und Rochen überträgt. Diese Gliederung des Labyrinths ist jedoch nur ein Sonderfall.

2. Die Gliederung des Labyrinths durch Scheidewände und Einfaltungen.

Das Labyrinth der Wirbeltiere entsteht ontogenetisch aus einem einfachen Bläschen. Erst allmählich bildet sich daraus ein kompliziertes Hohlraumsystem durch Ausstülpungen, Einstülpungen, Faltungen, Verwachsungen, Rückbildung von Flächenteilen und Verlagerungen. Am wichtigsten von diesen Vorgängen ist die Bildung von Scheidewänden durch Einfaltung der äußeren Wand, wodurch die Hohlräume innerlich getrennt und mehr oder minder auch äußerlich abgegliedert werden. Je nach Lage und Grad der Einfaltung müssen die Beziehungen der Labyrinthteile und ihrer Hohlräume zueinander verschieden sein. Die Kenntnis der Scheidewände ist daher grundlegend für das Verständnis der Labyrinthformen.

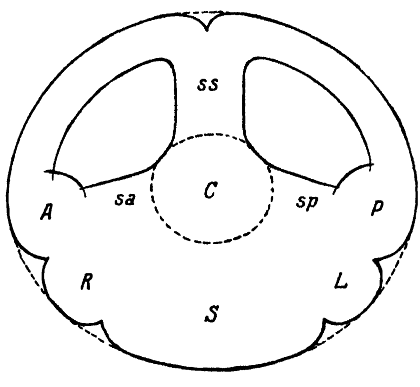


Abb. 23 Hohlräume des Labyrinths, schematisch; Erklärung im Text.

Das Schema (Abb. 23) stellt ein rechtes Labyrinth ohne den Canalis lateralis von der medialen Fläche her dar. Von dem centralen Teil des Hohlraumes *C* geht dorsal der Sinus superior utriculi aus, der als Crus commune die beiden vertikalen Bogengänge am dorsalen Ende aufnimmt (*ss*). Nach vorn erstreckt sich der Sinus anterior utriculi (*sa*) zur vorderen Ampulle *A*, nach hinten der Sinus posterior utriculi (*sp*) zur hinteren Ampulle *P*. Der größte Teil des centralen Hohlraumes einschließlich der drei Sinus entspricht dem Utriculus. Unter ihm befindet sich der Sacculus *S*, vor diesem der Recessus utriculi *R*, der

sich an die vordere Ampulle nach unten hinten anschließt. Hinter dem Sacculus, der Ampulla posterior genähert, liegt ein Abschnitt *L*, der der Lagena entspricht.

Diese Abteilungen des Labyrinthbläschens werden nun durch fünf Scheidewände voneinander getrennt (Abb. 24). Die Scheidewände haben sehr ungleiche Bedeutung. Sie können teilweise fehlen und sind dort, wo sie vorhanden sind, in sehr wechselndem Grade ausgebildet. Sie sind aber grundsätzlich gegeben. Wir behandeln sie in der Reihenfolge, in der sie in der Abbildung numeriert sind.

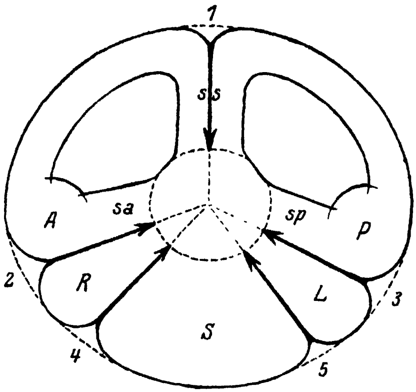


Abb. 24. Hypothetische Scheidewände, die die Hohlraume des Labyrinthes voneinander abgliedern, schematisch; Erklärung im Text.

1. Die vertikale Scheidewand gliedert zunächst den Sinus superior utriculi in eine vordere Röhre, die den vorderen Bogengang aufnimmt, und in eine hintere Röhre, zu der der hintere Bogengang gehört. In vollkommen ausgebildetem Zustand ist diese Scheidewand eine charakteristische Besonderheit der Haie und Rochen. Doch zeigen auch die anderen Wirbeltiere gewisse Eigentümlichkeiten, die ihre Entstehung erklärlich machen. Der Einschnitt beginnt von lateral, von medial und von dorsal.

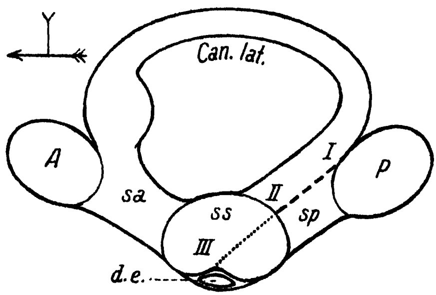


Abb. 25. Rechtes Labyrinth, von oben gesehen, mit der in drei Stadien (*I*, *II*, *III*) vordringenden vertikalen Scheidewand, schematisch.

Der laterale Ursprung geht von dem hinteren Schenkel des lateralen Bogenganges aus (Abb. 25). Dieser mündet an dem einfach gebauten Labyrinth mancher Knochenfische (*Gadidae*) sehr weit hinten, unmittelbar neben der hinteren Ampulle in den Sinus posterior utriculi (Stadium I). Bei den meisten Knochenfischen und höheren Tieren ist die Kante zwischen den beiden Hohlräumen nach vorn und medial

vorgedrungen und hat dadurch den freien medialen Schenkel des lateralen Kanales von dem eigentlichen Sinus posterior abgespalten (Stadium II). Der laterale Kanal reicht dadurch bis zu der centralen Region des Utriculus, die sich nach oben zum Sinus superior erweitert (*s.s.*). Die Folge davon ist, daß sich sowohl die Mündung des lateralen Kanales als auch die zwischen ihm und dem Utriculushohlraum befindliche vorspringende Kante nach oben verlängert. Wenn nun die Scheidewand in der bisherigen Richtung, d. h. schräg nach vorn medial den Sinus superior in seiner ganzen Länge durchsetzt, so wird der Zustand bei den Elasmobranchiern erreicht, d. h. eine Spaltung des Sinus superior in zwei Längsröhren, von denen die eine mehr vorn und lateral, die andere mehr hinten und medial liegt (Stadium III). Durch diese Ableitung wird weiterhin erklärt: erstens daß der mediale Schenkel des lateralen Kanales in den vorderen Teil des Utriculus bzw. den vorn-lateral befindlichen Teil des Sinus superior utriculi münden muß, und zweitens daß der Sinus posterior mit dem hinten-medial befindlichen Teil des Sinus superior in Verbindung steht.

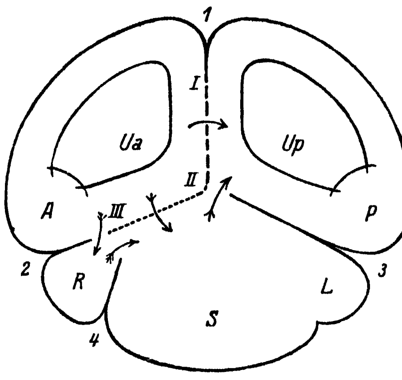


Abb 26. Labyrinth der Elasmobranchier, schematisch, durch erste bis vierte Scheidewand gekennzeichnet. *I, II, III* Stadien der vertikalen Scheidewand. Die Pfeile kennzeichnen die in jedem Stadium verbleibenden Kommunikationen der Hohlräume.

Der von laterokaudal vordringenden Scheidewand kommt eine bestimmte Bildung der medialen Wand des Sinus superior entgegen (Abb. 25). Hier verläuft der Ductus endolymphaticus (*d.e.*) bei vielen Knochenfischen innerhalb der Membrana propria. Diese ist häufig verdickt und kann eine Längsleiste an der Innenwand des Sinus superior bilden. Diese Leiste vereinigt sich mit dem vertikalen Septum. Denn der Ductus endolymphaticus begleitet ursprünglich den vorderen Rand der hinteren Teilröhre des Sinus superior. Er löst sich wahrscheinlich erst sekundär los und wird manchmal durch eine Knorpellamelle vom Utriculus posterior getrennt, z. B. bei *Pristiurus* und *Galeus*.

Die dritte Ursache für die Entstehung des vertikalen Septums ist die Tendenz des Crus commune, sich von obenher zu spalten (Abb. 26). Diese Tendenz beruht wohl darauf, daß die beiden vertikalen Bogen-

gänge, besonders wenn sie sehr lang sind, im spitzen Winkel zueinander eintreffen. Die zwischen ihnen befindliche scharfe Kante schneidet schon bei vielen Knochenfischen mehr oder minder tief in das Crus commune ein, z. B. bei vielen *Perciformes* (*Trigla*, *Cyclopterus*, *Pagellus*). In diesem Stadium befindet sich *Chimaera monstrosa* (Stadium I). Die Scheidewand dringt nun weiter ventralwärts vor, bis sie den ganzen Sinus superior gespalten hat und in das Mündungsgebiet von Sacculus und Utriculus gelangt ist (Stadium II). Dadurch tritt der Canalis utriculo-saccularis posterior als eigne Bildung auf, während Utriculus anterior und Sacculus noch direkt durch eine Spalte kommunizieren. In diesem Stadium befinden sich sehr viele Haie: Die Lamniden, die Scylliiden, *Acanthias vulgaris*, *Rhina squatina*, *Echinorhinus spinosus*. Schließlich wird im Stadium III auch die utriculo-sacculare Spalte geschlossen und die weitgehende Gliederung der Hohlräume bewirkt, die das Charakteristikum der übrigen Haie und der Rochen darstellt.

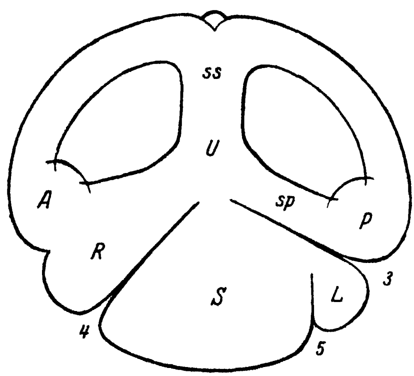


Abb. 27 Labyrinth der Knochenfische, schematisch, durch Ausbildung der dritten, vierten und funften Scheidewand gekennzeichnet.

Den Vorgang darf man sich nicht so vorstellen, als ob die Scheidewand nur von dorsal in den völlig offenen Hohlraum vordringe. Die Stadien kennzeichnen nur den jeweils erreichten völligen Abschluß. Im Stadium II haben Einfaltungen von lateral und von medial oft nur eine schmale Spalte freigelassen. Diese läuft am hinteren Ende immer spitz aus und wird von dort her zunehmend verkürzt. Die verschiedenen Zwischenstadien findet man selbst bei nahe verwandten Arten.

2. Die Scheidewand zwischen der vorderen Ampulle bzw. dem Sinus anterior utriculi und dem Recessus utriculi ist ebenfalls eine Eigenart der Elasmobranchier. Bei den übrigen Wirbeltieren (vgl. Abb. 27) mündet die vordere Ampulle unmittelbar in den »Recessus utriculi«, häufig scharf am oberen Rande der Macula utriculi. Man hat daher erwägen müssen, ob die ampullopetale Endolymphströmung im Bogengang sich durch die Ampulle fortsetzt und einen Reiz auf die Macula utriculi ausübt, was die Trennung von Bogengangsreflexen und Otolithenreflexen erschwert.

Diese Möglichkeit kommt bei Chimären, Haien und Rochen nicht in Frage. Die Einfaltung zwischen Ampulle und Recessus (Abb. 26, 2) ist überall gut entwickelt und trennt den Recessus von dem eigentlichen Utriculusrohr ab. Der Sinus anterior utriculi befindet sich oben und nimmt die Mündungen der vorderen und der lateralen Ampulle auf. Die Scheidewand kommt nicht nur von vorn, sondern auch etwas von medial. Sie vereinigt sich hier mit der Einfaltung des vertikalen Septums. Dadurch wird aus dem Sinus anterior, dem vorderen Rohr des Sinus superior mit einem Teil der centralen Region das einheitliche Rohr des Utriculus anterior. Die vom U. anterior sich nach unten in den Recessus und Sacculus öffnende Spalte befindet sich nahe der lateralen Labyrinthwand. Daraus läßt sich das eigenartige Verhalten der Rochen erklären. Hier liegen das dünne Dach des Recessus und der dünne Boden des Sinus anterior dicht aneinander. Ihre Kommunikation befindet sich trotzdem nicht hier, sondern weiter lateral, wo die Hohlräume weiter voneinander entfernt sind. Die Kommunikation muß daher röhrenförmig sein. Andererseits kann die Scheidewand auch mehr nach hinten einschneiden und dadurch die Kommunikation von Utriculus anterior und Recessus beseitigen (vgl. Abb. 30).

3. Die Trennung des Sinus posterior utriculi samt der Ampulla posterior von der hinteren Region des Sacculus mit der Lagena ist bei allen Wirbeltieren ausgebildet. Das vordere Ende der Scheidewand ist durch die Macula neglecta gekennzeichnet und bildet meist den hinteren Rand des Canalis utriculo-saccularis posterior. Lage und Länge der Scheidewand können wechseln. Außerordentlich lang ist sie bei Haien und Rochen, bei denen der Canalis utriculo-saccularis posterior samt der Macula neglecta weit dorsalwärts verschoben ist.

4. Die Einfaltung, die sich zwischen Recessus utriculi und Sacculus einschiebt, spielt bei den Knochenfischen und höheren Wirbeltieren die größte Rolle. Denn sie bewirkt zusammen mit der vorher beschriebenen dritten Scheidewand die Gliederung des Labyrinths in Pars superior und Pars inferior (Abb. 27). Diese Gliederung ist trotz ihrer weiten Verbreitung nur ein Spezialfall und darf nicht schematisch auf die Elasmobranchier übertragen werden. Bei ihnen wird die recessosacculare Scheidewand in gewissem Grade durch die erste und zweite Scheidewand ersetzt. Der Recessus wird daher mehr oder minder in den Komplex der anderen Otolithensäckchen einbezogen. Die Recessosaccularwand schneidet bei den Elasmobranchiern nicht nur von vorn und unten, sondern auch von der lateralen Wand her ein. Daher befindet sich die Kommunikationsöffnung zwischen beiden Hohl-

räumen an der gemeinsamen Medialwand. Nicht nur die Länge, sondern auch die Richtung des Septums können wechseln. Daraus erklärt sich die wechselnde Beziehung der Hohlräume, von der später die Rede sein soll.

5. Die Bedeutung der fünften Scheidewand ist auf das Verhältnis der Lagena zum Sacculus beschränkt. Ich habe schon früher bei Knochenfischen gezeigt (1928), daß die Lagena keine »Ausstülpung« des Sacculus darstellt, sondern durch eine Einfaltung der medialen und ventralen Wand von ihm abgegliedert wird. Die Kommunikation bleibt daher lateral und dorsal frei. Auch bei den Haien und Rochen geht die laterale und dorsale Wand des Sacculus ohne Grenzen in die der Lagena über. Die medialen Wände und der Boden sind jedoch meist gegeneinander abgeknickt und häufig durch eine Leiste getrennt. Eine eigentliche Scheidewand ist nicht vorhanden (Abb. 26). In lateraler oder medialer Ansicht des Labyrinths ist die Lagena meist nur durch eine flache Einbuchtung oder spitze Einkerbung der ventralen Kontur abgegliedert.

Zusammenfassend läßt sich sagen: die Haie und Rochen sind durch das 1. und 2. Septum, die Knochenfische und höheren Wirbeltiere durch das 4. und 5. Septum charakterisiert, während das 3. Septum beiden Gruppen gemeinsam ist (vgl. Abb. 26 u. 27). Die Einteilung des Labyrinths durch die fünf Scheidewände ist umfassender als die Gliederung in Pars superior und inferior. Denn wir können mit den an Haifischen und Rochen gewonnenen Erkenntnissen die Verhältnisse der übrigen Wirbeltiere verstehen, aber nicht umgekehrt.

3. Die Kommunikation der Hohlräume.

Die wechselnde Anordnung und Ausdehnung der Scheidewände hat zur Folge, daß die Beziehungen der Hohlräume sehr kompliziert und variabel sind. Abb. 27 lehrt, daß bei Knochenfischen (wie auch bei höheren Tieren) eine einzige Kommunikationsöffnung, der Canalis utriculo-saccularis, vorhanden ist. Auch bei *Chimaera* ist nur eine einzige zusammenhängende Öffnung vorhanden. Aber diese hat sehr eigenartig differenzierte Ränder und läßt bereits die Anlagen der vier verschiedenen Öffnungen erkennen, die bei Haien und Rochen daraus hervorgehen.

Zuerst wird das hintere Ende des Canalis utriculo-saccularis selbständig. Schon bei *Chimaera* bildet es eine von der hinteren Region des Utriculus in den Sacculus führende Röhre, die fast völlig abgegliedert ist, weil die wulstigen Ränder den Hauptteil der Spalte sehr

verengern. *Selache maxima* scheint noch sehr primitive Zustände zu repräsentieren. Bei allen übrigen Haien und Rochen ist jedoch der Ductus utriculo-saccularis posterior als selbständige Bildung vorhanden. Sie ist charakterisiert durch die Macula neglecta, die sich meist nahe ihrem utricularen Rande befindet. Die Kommunikation ist sehr verschieden weit. Wir finden alle Übergänge von dem ursprünglichen weiten Loch bis zur engen Röhre, und bei den Rochen kann diese sogar verschlossen sein (*Torpedo*, *Trygon*). Es soll später gezeigt werden, wie die Röhre auch ihre Lage verändern kann. Alle diese Variationen sind aber sekundär. Die Entstehung der Kommunikation ist darauf zurückzuführen, daß das vertikale Septum im Stadium II (Abb. 26) in das Centrum des Labyrinthraumes und damit auch in die Nähe des dritten Septums gelangt. Mit anderen Worten: das vertikale Septum teilt die ursprünglich einheitliche große Apertura utriculo-saccularis in eine vordere und hintere Öffnung.

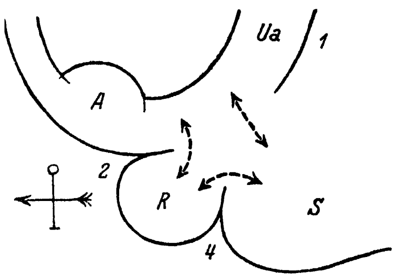


Abb. 28 Teil des Labyrinthes mit dem ursprünglichen gemeinsamen Mündungsgebiet zwischen Utriculus anterior (*Ua*), Recessus utriculi (*R*) und Sacculus (*S*). *A* Ampulla anterior. Die Pfeile kennzeichnen die drei möglichen Kommunikationen.

Die vordere Öffnung gehört dem Kommunikationsgebiet dreier Labyrinthteile an, des Utriculus anterior, Recessus utriculi und Sacculus. Dieses ursprünglich gemeinsame Mündungsgebiet enthält daher die Möglichkeit zur Bildung dreier Kommunikationen (Abb. 28): 1. zwischen U. anterior und Recessus, 2. zwischen U. anterior und Sacculus, 3. zwischen Recessus und Sacculus. Die Regionen der gemeinsamen Öffnung sind auch wirklich mehr oder minder in dieser Hinsicht differenziert, auch ohne isoliert zu sein. Der hintere, vom U. anterior zum Sacculus führende Teil ist eine verschieden lange, hinten spitz zulaufende Spalte (Fissura utriculo-saccularis). Nach vorn geht sie verbreitert in die Öffnung zwischen Utriculus und Recessus über. Die Recessosacculäröffnung ist ein relativ großes, meist ovales Loch. Ihr kompliziertes Verhältnis zu den anderen Öffnungen hat Tafani (1885) richtig erkannt, während die Beschreibungen von Retzius (1881) darüber noch unklar sind. Der mediale Rand der Fissura geht am Boden des U. anterior in den medialen Rand der zum Recessus führenden Öffnung über. Der laterale Rand der Fissura biegt sich dagegen nach unten und setzt sich leistenartig in den lateralen und unteren Rand des recesso-saccularen Loches fort.

Da dieses an der medialen, die beiden anderen Öffnungen an der lateralen Labyrinthwand liegen, müssen sich die beiden Ränder in gewissem Grade überschneiden. Falls diese Ränder einander genähert sind, kann die Existenz von drei gesonderten Öffnungen vorgetäuscht werden. Doch ist auch in solchen Fällen (z. B. *Acanthias*) nur ein einziges zusammenhängendes Mündungsgebiet vorhanden. In diesem Zustande befinden sich noch viele Haie: *Echinorhinus spinosus, Acanthias vulgaris, Rhina squatina,* die Lamniden. Einen Übergang zu einem anderen Typus stellt *Laemargus* her.

Der weitere Fortschritt besteht nun darin, daß eine von den drei angelegten Öffnungen verschwindet, und daß die beiden anderen dadurch isoliert werden. Es können also einschließlich des Canalis utriculo-

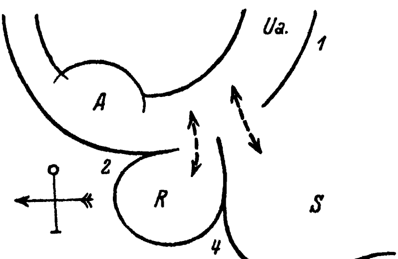


Abb. 29.

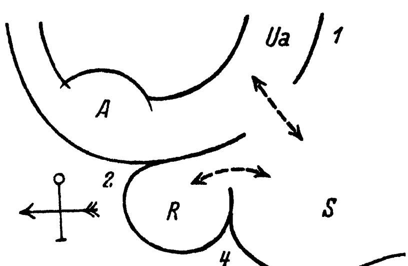


Abb. 30.

Abb. 29. Die beiden Kommunikationen bei *Cestracion philippi*, entstanden durch Vordringen der vierten Scheidewand. Schematisch.

Abb. 30. Die beiden Kommunikationen bei Scylliiden, entstanden durch Vordringen der zweiten Scheidewand. Schematisch.

saccularis posterior höchstens drei gesonderte Kommunikationen vorhanden sein. Da jede der drei angelegten Öffnungen beseitigt werden kann, sind auch drei entsprechende Kommunikationsweisen unterscheidbar. Sie lassen sich am einfachsten erklären durch das wechselnde Verhalten der drei Scheidewände, die den U. anterior, Recessus und Sacculus voneinander trennen.

Wenn die vierte Scheidewand sich nach oben verlängert, können Recessus und Sacculus nicht mehr direkt kommunizieren (Abb. 29). Gleichzeitig wird aber die am Boden des Utriculus anterior befindliche Spalte in eine vordere Öffnung zum Recessus und in eine hintere Öffnung zum Sacculus geteilt. Dieser Fall ist nur von *Cestracion philippi* beschrieben worden. Vielleicht haben wir die Ursache dieses seltenen Verhaltens in der ungewöhnlichen Lage der Labyrinthteile zu suchen.

Wenn die zweite Scheidewand sich sehr weit nach hinten ausdehnt, wird die direkte Kommunikation von U. anterior und Recessus be-

seitigt (Abb. 30). Gleichzeitig werden dadurch die beiden Öffnungen des Sacculus, d. h. nach vorn zum Recessus und nach oben zum U. anterior, selbständig. Indessen läuft ja der laterale Rand des Recessusloches nach hinten oben zum lateralen Rand der Utriculusspalte. Man kann daher im Zweifel sein, ob man eine schräge Verbindung vom U. anterior zum Recessus annehmen soll, zumal da der dabei durchlaufene Winkel des Sacculus streng genommen zum Utriculus gehört (vgl. S. 549). Der Fall kommt nur bei Scylliiden vor. Die Länge der Fissura utriculo-saccularis scheint beträchtlich zu variieren.

Die dritte Möglichkeit wird verwirklicht, wenn die vertikale Scheidewand sich sehr weit nach vorn ausdehnt (Stadium III, Abb. 31) und

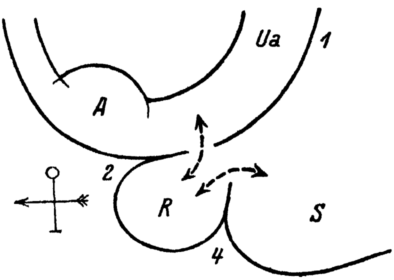


Abb. 31.

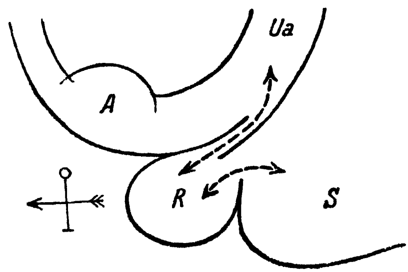


Abb. 32.

Abb. 31. Die beiden Kommunikationen bei den meisten Haien, entstanden durch Vordringen der ersten Scheidewand. Schematisch.

Abb 32 Die Kommunikationen bei den Rochen, charakteristisch durch den röhrenförmigen Ductus utriculi zwischen Utriculus anterior (*Ua*) und Recessus utriculi (*R*). Schematisch.

die Fissura utriculo-saccularis verschließt. Das Ergebnis sind zwei isolierte Kommunikationsöffnungen des Recessus, die eine nach oben zum U. anterior, die andere nach hinten zum Sacculus. Dieser Fall ist für die Elasmobranchier typisch. Er ist bei allen Rochen und bei folgenden Haien angetroffen worden: Notidaniden, *Chlamydoselachus*, *Heterodontus francisci*, *Acanthias suckli* (?), *Spinax niger*, Carchiidaren, *Zygaena malleus* (?). *Laemargus* stellt dank der extremen Verkürzung seiner Fissura einen Übergang her.

Weitere interessante Variationen zeigen sich im Verhalten der beiden Öffnungen. Die Kommunikation zwischen Utriculus und Recessus ist bei den Haien ein elliptisches oder spaltförmiges Loch. Bei den Rochen ist sie dagegen röhrenförmig, von verschiedener Länge, meist mediolateral komprimiert, mit sehr engem Lumen. Die Röhrenform läßt sich nach Abb. 32 dadurch erklären, daß die beteiligten Scheidewände noch weiter als gewöhnlich eindringen, aber nicht auf-

einander stoßen. Auch die Richtung, die die Röhre bei Rajiden hat (siehe Abb. 17 u. 18), ist daraus erklärlich. Die Röhre befindet sich immer an der lateralen Labyrinthwand, oft an der lateralen Wand der Recessosacculаröffnung.

Die Kommunikation des Recessus zum Sacculus ist weiter als die andere und stellt meist ein Loch von ovaler oder mehr dreieckiger Form dar. Seltener ist sie röhrenförmig (*Carcharias lamia*). Wenn die vierte Scheidewand weiter als gewöhnlich und mehr nach hinten oben einschneidet, ergibt sich ein eigenartiges Verhalten (Abb. 33), ähnlich dem soeben geschilderten. Bei gering entwickeltem Sacculus gelangt die Scheidewand nämlich in das Mündungsgebiet des Ductus endolymphaticus. Der letztere scheint daher in zwei Röhren gegabelt, von

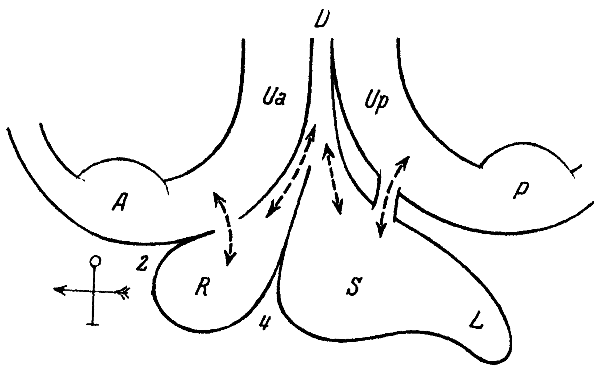


Abb. 33. Die Kommunikationen bei gegabeltem Ductus endolymphaticus (*D*) infolge besonderer Ausbildung der vierten Scheidewand. Schematisch.

denen die vordere zum Recessus, die hintere zum Sacculus führt (*Zygaena*, *Trygon centrurus*). Zwischen die Hohlräume des U. anterior und U. posterior sind in diesem Falle drei andere Labyrinthteile eingeschaltet, und vier Öffnungen müssen die Verbindung herstellen. Diese Komplizierung der Hohlräume stellt einen Höhepunkt der Entwicklung dar und weicht von den anderen Wirbeltieren am meisten ab. Andere Autoren (Ayers, Hasse) glaubten gerade eine Beziehung zu Säugetier und Mensch gefunden zu haben, weil auch hier der Ductus endolymphaticus sich in je ein Röhrchen zum Utriculus und Sacculus gabelt, und legten auf diese Fälle ganz besonderen Wert. Aber die Ursachen sind hier sicherlich ganz andere.

Über die Homologie der Öffnungen ist folgendes zu sagen: Der untere Rand des recesso-saccularen Loches dürfte dem vordersten Rand der Apertura utriculo-saccularis der übrigen Wirbeltiere entsprechen.

Dieser Rand kann, wie gesagt, lateral nach hinten oben in den lateralen Rand der Fissura utriculo-saccularis übergehen. Wo die Spalte fehlt, sieht man bisweilen an der medialen Wand des Sacculus einen Streifen in Richtung nach der Öffnung des Ductus endolymphaticus ziehen. Dieser ist ein Rest vom Rande der ursprünglichen Sacculusöffnung. Bei *Chimaera* ist noch deutlich ein großes ovales Loch am Dach des Sacculus vorhanden. Die beiden eigenartigen Längswülste befinden sich darüber ganz im Bereiche des Utriculus. Die Öffnungen am Boden des Utriculus (Fissura utriculo-saccularis und »Ductus utriculi«) bei Elasmobranchiern sind folglich Neubildungen, erzeugt durch die beiden beteiligten Septa. Die Fissura »utriculo-saccularis« ist der gleichgenannten Öffnung der anderen Wirbeltiere nicht homolog (punktierte und gestrichelte Linie in Abb. 34).

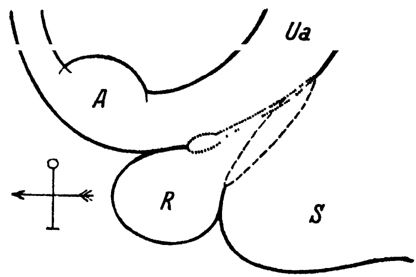


Abb. 34. Die Apertura utriculo-saccularis bei Haien (. . .) und bei den übrigen Wirbeltieren (- - - - -), in das gleiche Labyrinthschema eingezeichnet.

Die Benennung der Öffnungen ist auch insofern schwierig, als eine weite Öffnung (Apertura) sich immer mehr verengern und zu einer Röhre ausziehen kann (Canalis, Ductus). Es empfiehlt sich daher, eine neutrale allgemeingültige Bezeichnung, etwa Communicatio, einzuführen.

4. Die Homologie der Labyrinthteile.

Die Septa bewirken nicht nur in den Hohlräumen, sondern auch in der äußeren Erscheinung des Labyrinths Veränderungen. Ein Septum entsteht ja durch Einfaltungen, und je mehr die beiden Blätter der Falte sich trennen, um so mehr gliedern sich die zugehörigen Labyrinthteile voneinander ab. Der Unterschied zu den übrigen Wirbeltieren ist so beträchtlich, daß sich Zweifel über die Homologien ergeben.

Wir müssen jetzt an das Kapitel über die vergleichende Anatomie des Utriculus wieder anknüpfen. Die Anschauung von Stewart kann als bestätigt gelten. Der Utriculus posterior besteht vorwiegend aus dem Sinus posterior utriculi und dem hinteren Teilrohr des Sinus superior. Der U. anterior besteht vorwiegend aus dem Sinus anterior und dem vorderen Teilrohr des Sinus superior. In beide ist je ein Teil des centralen Raumes einbezogen.

Die genannten Teile können also auf keinen Fall zu den Bogen-

gängen (Canales »semi-circulares«!) gerechnet werden. Ihre Beschaffenheit ist auch völlig anders, der Umfang meist größer, die Wände sehr viel dünner. Die charakteristischen Differenzierungen der Bogengangswand z. B., die Raphe des Epithels, fehlen. Meist ist der Bogengang auch so scharf vom Utriculus abgeknickt, daß die äußere Abgrenzung nicht schwer ist. Andererseits bilden Bogengang und zugehöriges Utriculusrohr eine Einheit, so daß es berechtigt ist, beide als »Kanalring« oder »Bogengangsring« zusammenzufassen. Der hintere Kanalring (Abb. 35) ist sehr selbständig. Der vordere und laterale Kanalring haben das Hauptstück des Utriculus anterior gemeinsam. Aber man kann sich vorstellen, daß eine weitere Scheidewand dieses »Crus commune« spaltet und damit auch dem vorderen und lateralen Bogengang je ein eigenes Utriculusrohr zuteilt. Der Begriff des Kanalringes läßt sich schließlich auch auf die übrigen Wirbeltiere und den Menschen übertragen, zumal aus den Berechnungen von Lorente de Nó (1928) hervorgeht, daß zwei Bogengänge auch in einem gemeinsamen Rohrabschnitt funktionell selbständig bleiben müssen. Es scheint also funktionell belanglos zu sein, ob die Abgliederung der ganzen Kanalringe stattgefunden hat oder nicht.

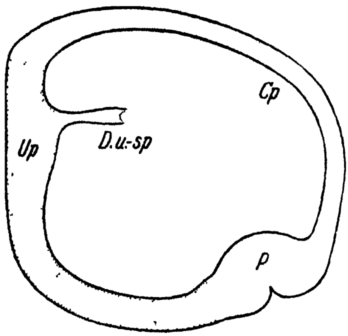


Abb. 35. Hinterer Kanalring von *Raja oxyrhynchus*, bestehend aus Utriculus posterior (*Up*, punktiert), Canalis posterior (*Cp*) und Ampulla posterior (*P*). *Dusp* Ductus utriculo-saccularis posterior.

Bei manchen Arten kann der vordere Bogengang nicht scharf gegen den U. anterior abgegrenzt werden, weil dessen dorsales Ende sich verjüngt und geradlinig oder in gleichmäßiger Krümmung in den Bogengang übergeht (z. B. *Lamna cornubica*). Dieser obere Teil ist fälschlich als Sinus superior utriculi bezeichnet worden, worauf schon Tafani hinweist. Retzius rechnet ihn (bei Rochen) vom Ductus utriculi an aufwärts. Die hintere Einmündung des lateralen Kanales verschiebt sich zu sehr, um als Grenzmerkmal brauchbar zu sein. Der dorsale Teil des U. anterior oberhalb dieser Einmündung ist bisweilen ganz reduziert, und zwar in den Fällen, in denen der laterale Kanal ganz weit nach oben gerückt ist und mit seiner Kontur in die des vorderen Kanales übergeht (z. B. *Scyllium canicula*, *Acanthias sucklii*).

Den vorderen Abschnitt des U. anterior, der die vordere und laterale Ampulle aufnimmt, habe ich als Sinus anterior bezeichnet

(Abb. 24). Der Recessus utriculi ist darin nicht eingerechnet. Auch bei den übrigen Wirbeltieren müssen wir uns den vorderen Teil des Utriculus aus beiden Räumen bestehend denken. Der Recessus ist bei ihnen aber in den Begriff des Utriculus eingeschlossen, und seine Macula wird abgekürzt als Macula utriculi bezeichnet. Natürlich ist die Macula die gleiche auch bei den Elasmobranchiern. Und doch ist hier der Recessus so selbständig, daß er in den Begriff des U. anterior nicht mit einbezogen werden kann. Ich muß darauf hinweisen, um etwaige Mißverständnisse in den bisherigen Beschreibungen zu beseitigen.

Dazu kommt noch der Umstand, daß eine schmale Zone des »Utriculus« in den Sacculus einbezogen worden ist. Es handelt sich um das Stück zwischen der ursprünglichen Apertura utriculo-saccularis und der neugebildeten Fissura (vgl. S. 547) bzw. dem Boden des U. an-

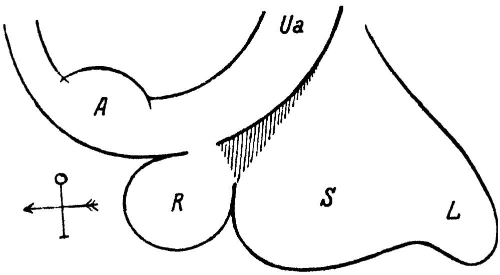


Abb. 36. Das bei Elasmobranchiern in den Sacculus (*S*) einbezogene Stück des Utriculus, schraffiert.

terior (schraffiertes Dreieck in Abb. 36). Äußerlich ist davon nichts mehr zu erkennen. Hellmann deutet diese Region als Halbröhre vom Recessus zum Ductus endolymphaticus, weil er Analogien zum Menschen zu finden hofft. Unabhängig davon ist seine Auffassung, daß der Sacculus im dorsalen Teil den Utriculus in sich fasse und daher als Vestibulum zu bezeichnen sei. Diese Anschauung ist unhaltbar. Sie würde voraussetzen, daß der Ductus endolymphaticus vom dorsalen Ende des Utriculus ausgeht. Das widerspricht allen sonstigen Erfahrungen. Und die Beschreibung von *Torpedo occidentalis* (Ayers, siehe S. 530) ist zu wenig glaubhaft.

Es ist müßig zu fragen, ob eine Trennung in Pars superior und inferior nun wirklich stattgefunden hat. Soviel ist sicher, daß die Gliederung des Labyrinths viel weiter als in anderen Tiergruppen durchgeführt ist. Den Höhepunkt der Entwicklung repräsentieren die Rochen. Bei ihnen besteht das Labyrinth aus drei nahezu völlig getrennten Hohlraumsystemen:

1. Hinterer Kanalring (vgl. Abb. 35), mit dem übrigen Labyrinth nur durch den engen Ductus utriculo-saccularis posterior kommunizierend, bisweilen völlig isoliert (*Torpedo, Trygon*), mit zwei Sinnesendstellen: Crista ampullae posterioris und Macula neglecta.

2. Utriculus anterior mit dem vorderen und lateralen Kanal, nur durch den engen Ductus utriculi mit dem übrigen Labyrinth zusammenhängend, mit zwei Sinnesendstellen, den Cristae der vorderen und lateralen Ampulle.

3. Die drei Otolithensäckchen mit dem Ductus endolymphaticus, der die Verbindung nach außen herstellt, mit drei Sinnesendstellen: Macula utriculi, sacculi und lagenae.

Ob diese weitgehende Trennung funktionelle Bedeutung hat, ist vorläufig nicht bekannt. Bei *Torpedo ocellata* mag sie besonders geeignet sein, das Eindringen exogener Otolithen in den Bogengangsapparat zu verhindern.

Bezüglich des Ductus endolymphaticus (Aquaeductus vestibuli) haben die gründlichen Untersuchungen von Ranzi (1925) Klarheit gebracht. Die Mündungsröhre zwischen Saccus endolymphaticus und Apertura externa geht danach entwicklungsgeschichtlich aus einer besonderen Anlage hervor und besitzt kein Homologon bei den übrigen Wirbeltieren. Es sind daher am Ductus endolymphaticus vom Sacculus bis zur Hautöffnung drei Abschnitte zu unterscheiden: der eigentliche Ductus endolymphaticus, der Saccus und die Mündungsröhre. Am Saccus ist meist ein nach vorn und ein (medial von diesem) nach hinten gehender Ast unterscheidbar. Retzius zeichnet sie fälschlich übereinander und konstruiert einen Gegensatz zu dem flach ausgebreiteten Saccus bei Rochen. Bis zu dem extremen Fall von *Raja batis* sind jedoch alle Übergänge zu finden. Das ursprünglich gerade, lange Rohr (*Chimaera*) wurde bei Abflachung des Kopfes in Schlingen gelegt. Der auf dem Schädeldach in die Horizontalebene gebrachte Teil wurde durch dorsoventrale Abflachung und weitere Differenzierung zum Saccus endolymphaticus umgestaltet. Diese Vermutung bedarf noch der ausführlichen Begründung.

5. Die drei Labyrinthtypen.

Durch die weitgehenden Einfaltungen und Abgliederungen, die ich geschildert habe, werden die einzelnen Teile des Labyrinths sehr selbständig. Sie sind infolgedessen auch nicht bei allen Arten an die gleiche Lage gebunden. Die relative Lage der Teile ist aber ein sehr auffälliges Charakteristikum der Gesamterscheinung. Und wir können daher viele

Variationen der Gesamtform verstehen, wenn wir die Verlagerung der einzelnen Teile kennen.

Indessen sind die Labyrinthteile nicht regellos durcheinander gewürfelt. Sie befinden sich ja in einer genetisch bestimmten Anordnung und verlieren ihren Zusammenhang nie völlig. Daher vollziehen sich die Verschiebungen innerhalb eines gegebenen Rahmens. Der Vergleich lehrt, daß von einer bestimmten Änderung immer eine ganze Reihe von Merkmalen getroffen wird. Darauf gründet sich die Möglichkeit, drei scharf ausgeprägte Typen von Labyrinthen zu unterscheiden. Die Hauptunterschiede betreffen die Lage der beiden Utriculi zueinander und zum Sacculus.

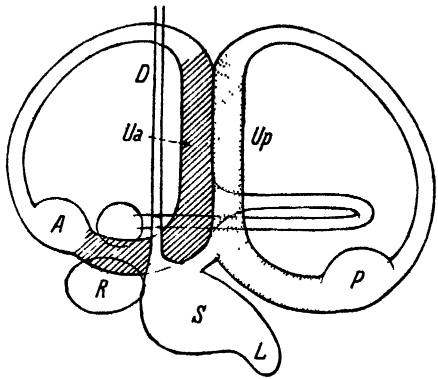


Abb. 37. Typus I. Utriculus anterior (*Ua*) schraffiert, Utriculus posterior (*Up*) punktiert.

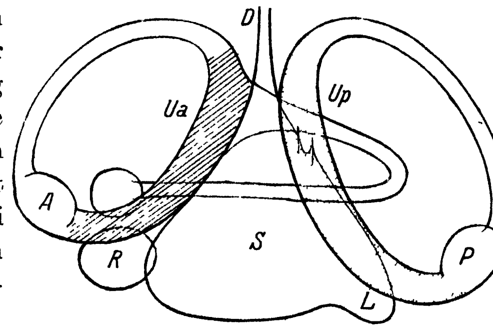


Abb. 38. Typus II. Utriculus anterior (*Ua*) schraffiert, Utriculus posterior (*Up*) punktiert.

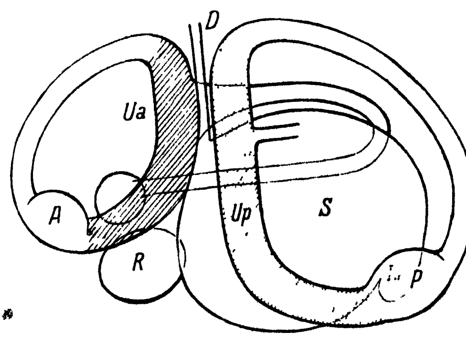


Abb. 39. Typus III. Utriculus anterior (*Ua*) schraffiert, Utriculus posterior (*Up*) punktiert.

Beim Typus I (Abbild. 37) liegen die dorsalen Abschnitte vom Utriculus anterior und posterior eng aneinander und ähneln dadurch äußerlich dem Crus commune (Sinus superior utriculi) der Knochenfische. Der Ductus endolymphaticus ist davon meist deutlich abgegliedert und verläuft als dünnes, fast gerades Rohr vor diesem »Crus commune duplex«. Er ist an der Einmündung in den Sacculus nur ganz wenig konisch er-

weitert und von ihm ziemlich scharf abgesetzt. Der Sacculus selbst ist klein und dorsalwärts nur wenig ausgedehnt. Seine Verbindungsröhre zum Utriculus posterior befindet sich daher ebenfalls weit ventral. Sie verläuft vom U. posterior schräg nach vorn unten. Der mediale Schenkel des lateralen Kanales mündet in den U. anterior sehr weit ventral. Zu diesem Typus gehören vor allem die Scymniden (*Laemargus borealis*) und die drei Lamnidengattungen (*Lamna, Alopecias, Selache*). Eine Annäherung bilden vereinzelte Arten aus anderen Familien: *Pristiurus melanostomus, Zygaena malleus*, auch *Cestracion philippi*, der einen Übergang zum Typus II darstellt.

Beim Typus II (Abb. 38) sind die beiden Utriculi auch äußerlich völlig voneinander getrennt und mehr oder minder durch den zwischen ihnen verlaufenden Ductus endolymphaticus auseinander gedrängt, der mit großer konischer Erweiterung ohne Grenze in den massigen Sacculus übergeht. Die hintere Mündung des lateralen Bogenganges sowie der Ductus utriculo-saccularis posterior befinden sich auffällig weit dorsal. Der letztere geht vom U. posterior schräg nach lateral unten ab, da sich der Sacculus mit seinem hinteren Rand ein wenig lateral vom U. posterior befindet. Zu diesem Typus gehören besonders die Notidaniden, *Chlamydoselachus, Acanthias, Echinorhinus, Rhina squatina*. Aber auch *Scyllium, Cestracion philippi* u. a. können hierher gerechnet werden.

Beim Typus III (Abb. 39) ist der Sacculus ebenfalls sehr groß, aber nicht rein dorsalwärts, sondern vor allem nach hinten verlagert und fast ganz lateral vom U. posterior befindlich. Der Ductus endolymphaticus geht über dem Vorderende des Sacculus ohne konische Erweiterung aus und verläuft als gleichmäßig dünnes Rohr zwischen den einander genäherten oberen Enden der beiden Utriculi. Die Verbindungsröhre des U. posterior zum Sacculus ist nach hinten gerichtet. Sie befindet sich, wie der mediale Schenkel des Canalis lateralis, ziemlich weit dorsal. Dieser Typus ist nur durch die Rajiden vertreten. Anklänge zeigen *Myliobatis* und *Galeus canis*.

6. Entstehung der drei Typen durch mechanische Verschiebungen.

Die Aufstellung der drei Typen hat den Vorteil, auch eine einfachere Erklärung der Labyrinthformen zu ermöglichen. Denn da gewisse Merkmale stets gemeinsam auftreten, müssen wir auch eine einheitliche Ursache ihrer Variationen suchen. Die Ursache einer verschiedenen Lage kann man sich aber nur als eine Verlagerung oder Verschiebung vorstellen. Wir können jedoch vorläufig nur vermuten,

daß Verschiebungen der Labyrinthteile in der phylogenetischen Entwicklung stattgefunden haben. Diese Vermutung gründet sich darauf, daß wir die verschiedenen, fertig gegebenen Formen analysieren, miteinander vergleichen und voneinander ableiten. So kann man vom Typus I die beiden anderen ableiten, wenn man annimmt, daß sich der Sacculus stark vergrößert und nach oben zwischen die Utriculi (Typus II) oder nach hinten oben an die laterale Seite des U. posterior (Typus III) verschoben hat. In dieser Weise lassen sich viele Besonderheiten gut verstehen.

Eine solche Ableitung gewinnt aber erst dann Wert, wenn wir die Ursache der Verschiebungen kennen. Hierüber bringt nun ein Vergleich des Labyrinths mit der Gestalt des Kopfes und den umgebenden Organen überraschende Aufklärungen. Die Form des Labyrinths ist in hohem Grade von seiner Umgebung abhängig. Und

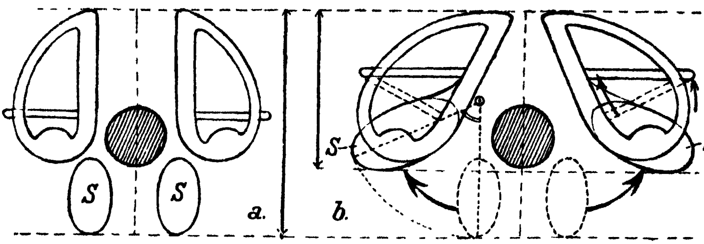


Abb. 40. Die Labyrinthe von Knochenfisch (*a*) und Haifisch (*b*) in der Transversalebene von hinten gesehen, schematisiert. Medulla oblongata, schraffiert. Die Pfeile kennzeichnen die hypothetische Verschiebung und Drehung des Sacculus (*S*) und des lateralen Bogenganges.

der Einfluß ist kaum anders zu deuten als durch mechanische Deformationen. Das Labyrinth der Haie und Rochen ist relativ besonders groß und hat nicht genügend Raum, um sich allseitig gleichmäßig auszudehnen. Je nach der Form des Kopfes werden daher die Teile des Labyrinths ineinander geschoben und deformiert. Die wichtigsten Vorgänge sind folgende: Infolge der Abflachung des Schädels wird die ursprünglich vertikale Achse des Labyrinths um die Sagittalachse des Kopfes geneigt und der Sacculus nach oben geschoben. Infolge Raummangels in rostro-kaudaler Richtung wird der Sacculus mit seinem hinteren Ende nach außen gedreht und in einigen Fällen lateral nach hinten geschoben. Diese Vorgänge sollen im folgenden ausführlicher dargestellt werden.

Die Neigung des Labyrinths um die Sagittalachse läßt sich am besten durch einen Vergleich mit den Knochenfischen beurteilen (Abb. 40). Bei Knochenfischen mit hohem, seitlich zusammengedrück-

tem Schädel liegen die Sacculi unter dem Niveau des Centralnervensystems. Es gibt Arten, bei denen der rechte und linke Sacculus ventral von der Medulla oblongata sich fast berühren. Bei den Karpfenfischen sind sie sogar durch eine transversale Röhre in Kommunikation. Die gesamte mediale Wand des Labyrinths steht ungefähr vertikal und parallel zur Sagittalebene. Das ist in gewissem Grade auch bei *Chimaera* der Fall und steht auch hier mit der hohen, schmalen Form des Kopfes im Einklang. Dagegen ist das Labyrinth bei den Haien und Rochen schräg von oben innen nach unten außen geneigt. Von dieser Neigung ist der Sacculus am meisten betroffen (Abb. 40b). Die Macula sacculi, die bekanntlich sonst etwa vertikal steht, kann dadurch eine horizontale Lage erhalten, was für physiologische Deutungen wichtig ist. Rechter und linker Sacculus sind sehr weit voneinander entfernt, während der rechte und linke Saccus endolymphaticus sich in der Mitte fast berühren können. Die Sacculi reichen nicht oder nur wenig unter das Niveau der Medulla oblongata. Es macht den Eindruck, als seien die ventralen Partien der Labyrinthe nach oben außen abgedrängt worden. Und dies ist nur so erklärbar, daß den Labyrinthen infolge der Abflachung des ganzen Kopfes nicht genügend Raum zwischen Schädelbasis und Schädeldach zur Verfügung stand. Infolge der Neigung beansprucht das Labyrinth in dorsoventraler Richtung weniger Raum.

Die Drehung reicht aber nicht aus, um das Labyrinth ohne Formänderung in den beschränkten Raum einzufügen. Die gleichzeitig stattfindenden Deformationen machen nämlich den Eindruck, als seien die Teile des Labyrinths durch einen von oben und unten wirkenden Druck ineinander geschoben worden. Am einfachsten läßt sich dadurch der Typus II vom Typus I ableiten, wenn man die ungewöhnliche Vergrößerung des Sacculus als gegeben voraussetzt.

Auch bei Knochenfischen kann der Sacculus sich ungewöhnlich vergrößern und weit dorsalwärts ausdehnen (*Gobius*, Gadiden). Die Folge davon ist, daß das etwa horizontale Utriculusrohr in der Mitte hochgedrückt wird und einen Knick bekommt, so daß der vordere Abschnitt schräg nach vorn unten, der hintere Abschnitt schräg nach hinten unten geneigt ist. In extremen Fällen rückt der Sacculus an der lateralen Seite des Utriculus im Innenraum des lateralen Kanales nach oben (*Gobius*). Diesen Formen fehlt der Ductus endolymphaticus. Bei den Reptilien, besonders den Schlangen, wird der Ductus endolymphaticus mit nach oben genommen und muß nun erst einen Bogen nach unten beschreiben, um zur medialen Wand des Utriculus zu gelangen.

Bei den Elasmobranchiern sind die Folgen ganz anders, da der Utriculus in seiner ganzen Höhe gespalten ist. Der Sacculus bzw. das konisch erweiterte untere Ende des Ductus endolymphaticus schiebt sich daher beim Emporrücken von unten nach oben immer mehr zwischen die beiden Teile des Utriculus (Abb. 41). Diese werden aber nicht einfach auseinander getrieben, sondern erleiden dabei auch Änderungen ihrer Form. Zunächst werden ihre ventralen Partien (Sinus anterior und posterior, in der Abbildung schraffiert), die bei *Chimaera* noch zusammen ein geradliniges Rohr bilden, in der Mitte gehoben. Aber auch die dorsalen Teile, die ursprünglich, d. h. im Sinus superior, einander parallel laufen, werden durch den kegelförmigen Sacculus schräg gestellt. Die dorsalen und ventralen Partien eines jeden Utriculus gleichen sich also aneinander an und bilden daher oft ganz einheitlich gekrümmte Rohre, die ihre Herkunft nicht mehr verraten (z. B. bei

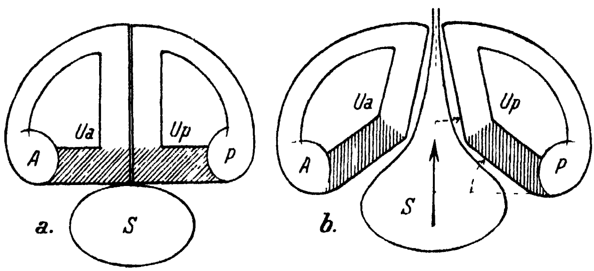


Abb. 41. Deformierung der Utriculi (*Ua* und *Up*) durch dorsalgerichtete Verschiebung des Sacculus (*S*); die ventralen Abschnitte beider Utriculi schraffiert.

Zygaena malleus und *Torpedo*). Zugleich mit Sacculus wird auch die hintere Mündung des lateralen Bogenganges (in den U. anterior) in die Höhe geschoben. Der mediale Schenkel des lateralen Kanales erhält dadurch einen ganz anderen Verlauf und geht gelegentlich mit seiner dorsalen Kontur unmittelbar in die des vorderen Bogenganges über. Dorsalwärts verschoben wird gleichzeitig auch der Ductus utriculosaccularis posterior und die in ihm befindliche Macula neglecta. Der zur Macula führende Nerv wird dadurch in die Länge gestreckt und zweigt vom Ramus posterior vertikal nach oben ab. Diese Eigentümlichkeiten lassen sich also sämtlich darauf zurückführen, daß der vergrößerte Sacculus sich dorsalwärts verschiebt.

Der Raummangel zwischen Schädeldach und -basis hat aber auch auf den Recessus utriculi Einfluß. Dieser wird entweder dorsoventral abgeplattet (z. B. *Carchariidae*) oder an der lateralen Wand des U. anterior dorsalwärts geschoben, z. B. bei *Spinax niger* und *Chlamydo-*

selachus anguineus. Im letzteren Falle wird auch die über dem Recessus befindliche Ampulla lateralis emporgehoben. Daher liegt bei den genannten Arten die Ebene des lateralen Bogenganges auffällig hoch.

Die Vorgänge werden dadurch modifiziert, daß das Labyrinth sich auch nach vorn und nach hinten nicht genügend weit ausdehnen kann. Der emporrückende Sacculus muß hinter den Recessus utriculi zu liegen kommen, während er bei den anderen Wirbeltieren meist unter ihm liegt. Bei Selache maxima (Typus I) sind die drei Otolithensäckchen so klein, daß sie mit der vorderen und hinteren Ampulle fast in einer Reihe hintereinander Platz haben. Bei vergrößertem Sacculus ist das nicht möglich. Sowohl der Recessus utriculi als auch der Sacculus samt der Lagena drehen sich daher um eine vertikale Achse mit dem Hinterende lateralwärts (Abb. 42a). Voraussetzung dazu ist die schräge

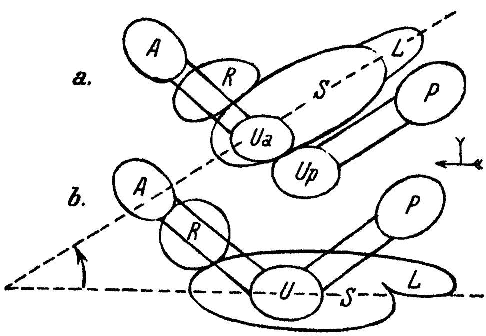


Abb. 42. Rechtes Labyrinth eines Elasmobranchiers (*a*) und eines Knochenfisches (*b*) von oben gesehen mit verschiedener Lage des Sacculus und der Lagena. Der Pfeil soll die hypothetische Drehung der Sacculus-Lagena-Achse (- - - - -) andeuten.

Anlage der vertikalen Scheidewand (vgl. Abb. 25). Der Utriculus anterior wird mehr nach lateral, der U. posterior mehr nach medial abgedrängt, weil der Sacculus vielfach mit dem Vorderrand medial vom U. anterior (und dem Recessus utriculi) und mit dem hinteren Ende lateral vom U. posterior Platz findet. Mit dem Sacculus wandert auch dessen Kommunikationsröhre zum U. posterior lateralwärts. Die Lagena, am ursprünglichen Hinterende des Sacculus gelegen, zeigt nun schräg nach außen. Sie befindet sich sehr oft lateral und vorn von der hinteren Ampulle. Diese eigenartige Lage läßt sich wiederum durch einen Vergleich mit den Knochenfischen am besten beurteilen (Abb. 42b). Bei diesen erstrecken sich Sacculus und Lagena parallel zur Sagittalebene und befinden sich, wie oben schon gesagt, weit medial. Daher muß die Lagena, falls sie dorsalwärts rückt, medial von der hinteren Ampulle stehen, z. B. bei *Raniceps raninus* und *Callionymus lyra.* Auch

bei der riesigen Lagena von *Amia calva* ist dies der Fall (nach Bildern von RETZIUS 1881). Die entgegengesetzte Lage der Lagena bei vielen Haien und Rochen ist nur durch die dargelegte Drehung erklärbar.

Bei einigen Arten ist der Sacculus soweit nach hinten ausgedehnt, daß er den hinteren Rand des U. posterior nach hinten überschreitet. Er wird in der medialen Ansicht des Labyrinths im Innenraum des hinteren Kanalringes sichtbar (*Carcharias lamia*, *Galeus canis*, *Myliobatis*). Hier zeigen sich bereits Eigentümlichkeiten, den den Typus III kennzeichnen. Der Typus III (*Rajidae*) läßt sich vielleicht darauf begründen, daß der Ductus endolymphaticus sich nicht über der Mitte, sondern über dem vordersten Ende des Sacculus erhebt. Der vergrößerte Sacculus konnte daher nicht in Richtung des Ductus endolymphaticus, sondern nur weiter hinten und lateral vom U. posterior nach oben rücken. Die früher geschilderte Neigung des Labyrinths um die Sagittalachse (siehe S. 553) mußte dieses lateral gerichtete Ausweichen des Sacculus begünstigen. Andererseits wurde der U. posterior, dessen Gliederung in einen horizontalen und vertikalen Schenkel erhalten bleiben konnte, in seinem ganzen Verlaufe medialwärts gedrängt und in eigenartiger Weise deformiert. Der untere (ampullare) Schenkel ist nämlich mehr in eine sagittale Richtung gedreht und befindet sich nicht mehr in derselben Ebene wie der Bogengang. Die hintere Ampulle ist dadurch asymmetrisch geworden, weil Bogengang und Utriculus nicht eine geradlinige Fortsetzung bilden, sondern im stumpfen Winkel zueinander gestellt sind (vgl. RETZIUS 1881, Taf. 22, Fig. 9). Das Verhalten des Ductus utriculo-saccularis posterior verdient besondere Erwähnung (Abb. 43). Beim Typus I geht er vom U. posterior schräg nach vorn, z. B. bei *Lamna cornubica* und *Cestracion philippi*. Beim Typus II ist er, wie oben erwähnt, mit dem hinteren Sacculusende an die Lateralwand des U. posterior gerückt, z. B. bei Notidaniden, *Chlamydoselachus*, *Scyllium*, *Spinaciden*, *Rhina*, *Torpedo*. Schließlich wandert er beim Typus III mit dem Sacculus nach hinten. Diese Erschei-

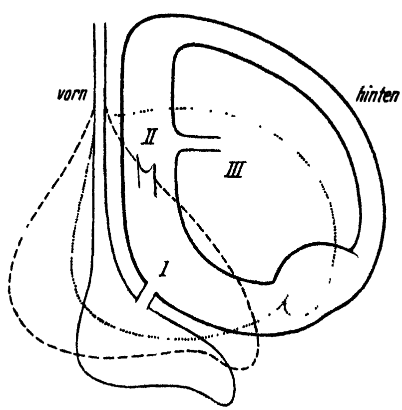


Abb. 43. Verschiebung des Ductus utriculo-saccularis posterior bei Typus I (vorn unten), Typus II (lateral) und Typus III (hinten). Umrisse des Sacculus bei Typus II - - - - -, bei Typus III . . . . .

nung ist bei Rajiden und *Carcharias lamia* am schärfsten ausgeprägt. Sie muß aber auch in den Fällen begünstigt werden, in denen die ganze vordere Partie des Labyrinths nach hinten an die Lateralwand des U. posterior verschoben worden ist. Daher ist der Ductus utriculosaccularis posterior schon bei *Pristiurus* und *Galeus* schräg nach hinten gerichtet.

Zusammenfassend läßt sich also sagen: Die drei Labyrinthtypen können in einheitlicher Weise durch Verschiebung der Teile voneinander abgeleitet werden. Der Typus II und III sind dadurch entstanden, daß bei beträchtlicher Größe des Sacculus die Ausdehnung des Labyrinths nach oben und unten sowie nach vorn und hinten beschränkt ist.

7. Erklärung besonderer Labyrinthformen.

Die im vorhergehenden durchgeführte Erklärung der drei Labyrinthtypen gründete sich auf die Tatsache, daß der Schädel nicht nur bei den Rochen, sondern auch bei vielen Haien dorsoventral stark abgeflacht ist. Diese Abhängigkeit des Labyrinths von der Form des Kopfes ist auch im einzelnen nachweisbar. Z. B. hat *Chlamydoselachus* einen sehr niedrigen, ungewöhnlich lang gestreckten Schädel, der an den der Schlangen erinnert. Wir fanden hier eine entsprechend lange und niedrige Labyrinthform (Abb. 4, S. 496). Im Gegensatz dazu hat *Chimaera* einen hohen, lateral zusammengedrückten Kopf mit kurzer Labyrinthregion. Das Labyrinth ist daher relativ kurz und hoch (Abb. 2, S. 493). Besonders leicht ist die Parallele zwischen Kopfform und Labyrinthform bei zwei Gattungen zu erkennen, deren Kopf eine eigenartige, von allen übrigen Haien abweichende Gestalt besitzt, bei *Cestracion* und *Zygaena.*

Die Cestraciontiden haben einen so kurzen, gedrungenen Kopf, daß sie auch als Stierkopf- oder Doggenhaie bezeichnet werden. Sie ernähren sich von Mollusken und haben dementsprechend pflasterförmige Zähne und besonders kräftig entwickelte Kaumuskeln. Das beeinflußt auch die übrigen Kopforgane. Schon Burckhardt (1911) erwähnt die Verkürzung der Labyrinthregion bei *Cestracion philippi* und bringt sie in Zusammenhang mit der dorsokaudal gerichteten Verlagerung der Augen. Daraus erklärt sich aber auch die eigenartige Gestalt des häutigen Labyrinths (Abb. 5). Zunächst wird der U. anterior samt seinen beiden Bogengängen und dem Recessus utriculi als Ganzes schräg nach hinten oben verlagert. Das zeigt sich am deutlichsten in der Lage des lateralen Bogenganges im Verhältnis zu dem

hinteren Bogengangsring. Gleichzeitig wird aber die vordere Ampulle samt dem anschließenden Sinus anterior utriculi vertikal nach oben gestellt (Abb. 44) und in einen spitzen Winkel zum U. anterior gebracht. Der vordere Bogengang wird dadurch soweit dorsalwärts gedrängt, daß er sowohl von der Ampulle als auch vom oberen Ende des U. anterior fast vertikal nach oben steigt. Der vordere Bogengang erleidet also die stärkste Transformation. Ohne diese Verschiebungen würde das Labyrinth dem der übrigen Elasmobranchier viel ähnlicher, besonders nicht so kurz und hoch sein. Der hintere Kanalring ist nur wenig verändert. Bei *Cestracion francisci* sind die Verschiebungen ähnlich, aber viel geringer.

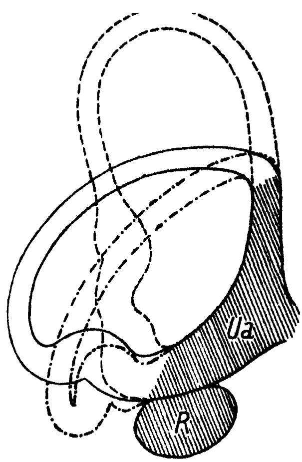


Abb. 44. Der vordere Bogengang von *Cestracion philippi* (- - - - -) und von *Zygaena malleus* (- · · · - -), von einem normalen Bogengang gleicher Länge (- —) abgeleitet; Utriculus anterior (*Ua*) und Recessus utriculi (*R*) schraffiert.

Die eigenartige Verunstaltung des Kopfes, durch die der Hammerhai (*Zygaena malleus*) gekennzeichnet ist, hat ebenfalls eine Verkürzung des Labyrinths zur Folge gehabt (Abb. 15), wie ja auch das Gehirn von vorn nach hinten zusammengedrängt ist. Wir müssen vermuten, daß der Druck hier nicht schräg von unten, sondern genau in rostrocaudaler Richtung gewirkt hat. Die Wirkung erstreckt sich auch gleichmäßiger auf alle Teile des Labyrinths. Die beiden Utriculi sind bei *Zygaena* ganz selbständig und daher leicht verschiebbar. Der vordere Utriculus ist weit caudalwärts verlagert. Sein dorsaler Abschnitt kommt dadurch nicht nurlateral, wie z. B. bei *Pristiurus*, sondern sogar schräg nach hinten von der entsprechenden Partie des U. posterior zu liegen. Die vertikalen Bogengänge sind sehr abgeflacht und dadurch sowohl zu den Ampullen als auch zu ihren Utriculi in ungewöhnlich spitze Winkel gebracht worden (Abb. 44). Die entsprechenden Bogengangsringe haben eine schmal-elliptische Form angenommen. Die vordere und hintere Ampulle sehen aus, als wären sie zusammengestaucht. Ihre Längsachsen sind schräg nach unten gedreht worden, und die vordere hat sich dem Recessus utriculi viel weiter genähert als das sonst der Fall ist. Nach der Zeichnung von LLOYD und SHEPPARD ist auch der seitliche Bogengang von vorn nach hinten zusammengedrückt, und

wie es scheint, nach unten abgedrängt worden. In der Abb. 44 sind die vorderen Bogengänge von *Cestracion* und von *Zygaena* von einem gewöhnlichen schematisierten Bogengang gleicher Länge abgeleitet, wobei die Lage des Utriculus anterior und Recessus utriculi konstant gedacht ist (schraffierte Fläche). DerVergleich zeigt anschaulich, daß je nach der Richtung der Verschiebung ganz andere Formen resultieren müssen.

In den beiden geschilderten Fällen sind die Form des Kopfes und der Bau des Labyrinths so auffällig, daß an einer enge Beziehung beider nicht gezweifelt werden kann. Man darf jedoch nicht in allen Fällen aus der äußeren Erscheinung des Kopfes auf eine bestimmte Form des Labyrinthes schließen. Z. B. ist an der Verbreiterung des plattgedrückten Körpers bei Rochen der Knorpelschädel und im besonderen die Labyrinthregion gar nicht beteiligt. Das Labyrinth von *Torpedo* ist sogar auffällig schmal und lang. Und bei *Raja* habe ich schon früher gezeigt (1927), daß einer individuellen Verbreiterung der häutigen Labyrinthe nicht eine proportionale Verbreiterung der Occipitalregion zu entsprechen braucht.

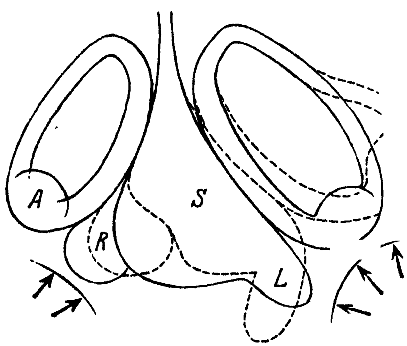


Abb 45. Hypothetisches Labyrinth, aus dem die Besonderheiten von *Torpedo* (-----) abgeleitet werden. Die Pfeile zeigen den von vorn unten und von hinten unten wirkenden Druck

Es ist also eine genauere Analyse notwendig. Aber leider haben die Autoren das häutige Labyrinth meist isoliert, ohne Zusammenhang mit seiner Umgebung beschrieben. Ich muß mich daher auf ein einzelnes Beispiel beschränken, bei dem besonders auffällige Beziehungen vorliegen.

Die Deformation des Labyrinths bei *Torpedo* ist offenbar durch die besonders nahe an der Labyrinthkapsel vorbeiführenden Nerven bewirkt worden. Die Abb. 45 soll zeigen, wie aus einem hypothetischen Labyrinth die für *Torpedo* charakteristische Form entstanden ist. Der Trigeminus-Facialiskomplex tritt wohl bei allen Haien und Rochen vorn unter der vorderen Ampulle, unmittelbar vor dem Labyrinthnerven, nach außen. Er hat bei *Torpedo* infolge Raummangels den Recessus utriculi nach hinten oben geschoben. Dieser hat die vordere Kontur des Sacculus eigentümlich eingedrückt und die ventrale Partie

des Sacculus nach hinten verlagert, so daß die ursprünglich vertikale Achse des Sacculus jetzt schräg liegt. Der Vaguskomplex führt hinten unten dicht an der Lagena vorbei. Er hat sich gewissermaßen zwischen sie und die hintere Ampulle geschoben. Dadurch wurde einerseits die Lagena an einer kaudal gerichteten Verlagerung gehindert und gegen den Sacculus abgeknickt. Andererseits wurde die hintere Ampulle samt dem anschließenden Schenkel des U. posterior nach oben gedrängt. Daraus erklärt sich nicht nur die Aufrichtung der Ampullenachse, sondern auch die eigentümliche S-förmige Krümmung des hinteren Bogenganges (Abb. 45). Alle diese für *Torpedo* so charakteristischen Merkmale lassen sich mithin durch ziemlich einfache mechanische Vorgänge erklären.

Die bisher gegebenen Analysen beschränken sich auf sehr abweichende Labyrinthformen und ihre auffälligsten Merkmale. Bei genauerer

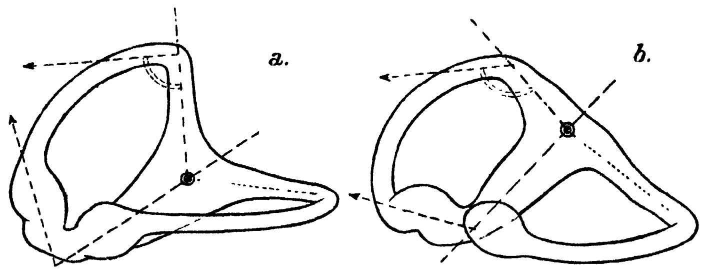


Abb. 46. Utriculus anterior mit vorderem und lateralem Bogengang bei *Pristiurus* (*a*) und *Scyllium canicula* (*b*).

Kenntnis des Labyrinths und seiner Umgebung läßt sich die Erklärung bis in viele Einzelheiten hinein fortsetzen. Es sei nur an einem Beispiel gezeigt, daß die früher geschilderten Verschiebungen der centralen Labyrinthteile, besonders des Sacculus und der Utriculi, auch weitgehende Einflüsse auf die Form der Bogengänge haben müssen (Abb. 46).

Das Labyrinth von *Pristiurus* gehört in vieler Hinsicht zum Typus I. Der Sacculus ist nur wenig dorsalwärts ausgedehnt. Der mediale Schenkel des lateralen Bogenganges mündet in den U. anterior weit unten. Er bildet mit dem vertikal stehenden oberen Teil des U. anterior einen Winkel von etwa 100°. Der vordere Bogengang zweigt etwa im rechten Winkel ab. Die vordere Ampulle ist schräg nach oben gerichtet. Ihre Achse bildet mit der des U. anterior einen spitzen Winkel.

Die Verhältnisse bei *Scyllium* (Abb. 46 b) lassen sich davon ableiten, wenn man davon ausgeht, daß hier der Sacculus dorsalwärts weiter zwischen die beiden Utriculi geschoben wurde. Dadurch mußte

in erster Linie die Hauptachse des U. anterior höher aufgerichtet und der mediale Schenkel des lateralen Bogenganges dorsalwärts geschoben werden. An der Drehung der Utriculusachse beteiligt sich natürlich auch der vordere Bogengang samt Ampulle und freiem Schenkel. Es kommt hinzu, daß der dorsalen Ausdehnung des Labyrinths am Schädeldach eine Grenze gesetzt ist. Infolgedessen wird der ursprünglich vertikale Sinus superior utriculi anterioris nach vorn unten gedrängt. Er kommt dadurch fast in eine Richtung mit dem medialen Schenkel des lateralen Bogenganges, d. h. der Winkel zwischen beiden vergrößert sich von 100° auf fast 180°. Andererseits vergrößert sich auch der Winkel, in dem der vordere Bogengang von ihm abgeht. Und schließlich legt sich die Längsachse der vorderen Ampulle mehr horizontal und in einen stumpfen Winkel zum U. anterior. Die vorderste Stelle des Labyrinths wird nun nicht mehr von der Ampulle, sondern dem daran anschließenden Teil des Bogenganges eingenommen. Als Ganzes wird das Labyrinth dadurch verlängert, während es gleichzeitig durch das Emporrücken des Sacculus relativ niedriger geworden war.

8. Verlagerung der Bogengangsebenen im Raume.

Die bisher geschilderten Umbildungen waren sämtlich erklärbar als mechanische Verschiebungen infolge Raummangels. Es ist sonderbar, daß das Labyrinth so weitgehende Deformationen und Dislokationen verträgt, ohne daß seine Funktion dadurch beeinträchtigt wird, wie wir wohl annehmen dürfen. Nun gibt es aber gewisse Verlagerungen, die mechanisch nicht zu verstehen sind. Es handelt sich, wie ich vermute, um kompensatorische Umbildungen, die die ursprüngliche Lage und damit die Bedingung der normalen Funktion teilweise wieder herstellen. So werden die Bogengänge in der ursprünglichen Raumebene festgehalten bzw. dahin zurückgebracht, wenn dieses Verhältnis durch mechanische Verlagerung gestört ist.

Von diesem Standpunkt aus läßt sich das Labyrinth von *Chimaera* in vielen Einzelheiten gut verstehen. Der Kopf von *Chimaera* ist eigenartig gestaltet. Das Gehirn bildet im Gegensatz zu Knochenfischen, Haien und Rochen nicht die geradlinige Fortsetzung des Rückenmarkes. Sein vorderer Abschnitt, Zwischenhirn und Großhirn, ist wie die Schädelbasis bzw. das Gaumendach nach unten abgebogen. Das zeigt sich äußerlich darin, daß Mund und Nase ventralwärts geschoben sind, während das Rostrum sich weit dorsalwärts erhebt. Die ungewöhnlich großen Augen sind medial ganz zusammengerückt und nur

durch eine dünne Membran voneinander getrennt. Das Gehirn hat dadurch, wie BURCKHARDT (1911) darlegt, weitgehende Deformationen erlitten. Die Augen haben sich zwischen die Epiphyse und das Dach des Zwischenhirns gedrängt. Der Epiphysenstiel läuft im hohen Bogen oberhalb der genannten Membran. Das Zwischenhirn, das unter ihr liegt, ist enorm in die Länge gestreckt und verschmälert, während das keulenförmige Telencephalon nach vorn abgedrängt worden ist. Nach hinten ist das Mittelhirn aufwärts unter die Vorderkuppe des Kleinhirns geschoben. Das Kleinhirn ist dadurch dorsalwärts gedrängt worden. Die Medulla oblongata ist sehr verkürzt, am Vorderende aufgerichtet, nach hinten abfallend.

Das Labyrinth, das unmittelbar hinter den Augen liegt, hat wie die Medulla oblongata eine Drehung um die Transversalachse durch-

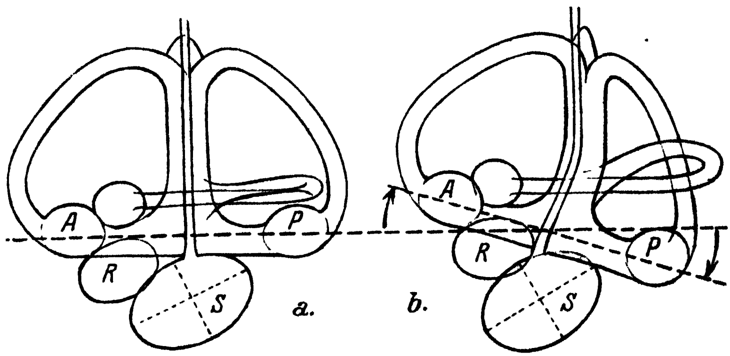


Abb. 47. Das Labyrinth von *Chimaera* (*b*), schematisiert, von einem hypothetischen Labyrinth (*a*) abgeleitet. Die von der vorderen Ampulle (*A*) zur hinteren Ampulle (*P*) laufende Utriculusachse (- - - - -) wird in Richtung der Pfeile gedreht, woran sich gewisse Teile des Labyrinthes nicht beteiligen.

gemacht. Es ist gewissermaßen nach hinten gekippt worden, was bei einer Freilegung des häutigen Labyrinths sofort in die Augen fällt. Das Labyrinth nimmt dadurch von vorn nach hinten weniger Raum ein. Der Drehung sind aber gewisse Teile des Labyrinths nicht im vollen Maße gefolgt (siehe Abb. 47). Der obere Teil des Sinus superior utriculi (Crus commune) und der Ductus endolymphaticus bleiben vertikal, während der untere Teil des Sinus superior sich mit dem Utriculusrohr dreht. Der Sinus superior wird daher geknickt, ebenso wie der an seiner medialen Seite verlaufende Ductus endolymphaticus. Der laterale Kanal, dem offenbar die Tendenz innewohnt, seine Lage im Raum einzuhalten, dreht sich mit seinem Hinterende relativ nach oben. Am isolierten häutigen Labyrinth erscheint er daher im Vergleich zum Utriculusrohr als »von hinten oben nach vorn unten geneigt«. Und

sein medialer Schenkel mündet »schräg nach vorn unten« in die Basis des Crus commune. Auch die Ebene des hinteren Bogenganges dreht sich entgegen der mechanischen Verlagerung, und zwar mit dem oberen Teil nach vorn. Infolgedessen muß die hintere Krümmung des lateralen Kanales durch den Innenraum des hinteren Kanales nach hinten ragen. Die obere Einmündung des hinteren Kanales am Crus commune kommt in einen spitzen Winkel zu der des vorderen Kanales. Auch die eigenartige Lage des Sacculus würde, wie die Abbildung zeigt, durch eine ähnliche kompensatorische Drehung erklärlich werden.

Ich habe die Verhältnisse bei *Chimaera* besonders eingehend behandelt, weil der Bogengangsapparat der Vögel und Säugetiere einschließlich des Menschen ähnliche Umwandlungen durchgemacht hat. Unter Haien und Rochen kommt eine ähnliche Neigung des lateralen Bogenganges relativ zum Utriculus nur bei noch Trygoniden vor. Aber hier sind die Raumverhältnisse der Umgebung nicht bekannt.

Der Ausdruck »kompensatorische Verlagerung« soll noch nichts über die dabei wirksamen Kräfte sagen. Wir kennen keine geheimnisvolle Macht, die den Bogengang in eine bestimmte Raumebene zwingt. Wenn wir mechanische Faktoren nicht erkennen, so ist das kein Beweis, daß sie fehlen. Auch in transversaler Richtung weicht der laterale Bogengang bei den Haien und Rochen nur wenig von seiner horizontalen Lage ab. Das läßt sich aber dadurch erklären, daß zwei mechanische Vorgänge in entgegengesetzter Richtung erfolgen und sich dadurch aufheben. Durch Emporrücken des Sacculus wird bei Typus II und III der mediale Schenkel des lateralen Bogenganges nach oben geschoben (siehe S. 555). In den Abbildungen der Autoren scheint er viel höher als der laterale Schenkel zu liegen. Aber das Labyrinth ist meist nicht von der Seite, sondern von schräg oben dargestellt worden. Durch die geschilderte Neigung des Labyrinths um die Längsachse (siehe S. 553) wird ja der laterale Schenkel des Bogenganges samt Ampulle gehoben (Abb. 40b). Ein idealer Ausgleich wird damit aber nicht erreicht. Der mediale Schenkel liegt meist doch etwas höher. Auch bei *Chimaera* ist der laterale Kanal noch merklich nach hinten geneigt.

9. Allgemeines über die Formverschiebungen.

Der vorliegende Versuch, die verschiedene Gestaltung der Labyrinthe causal zu erklären, bedarf noch der Rechtfertigung. Eine eingehende Begründung der vergleichend-analytischen Methode würde aber im Rahmen dieser Abhandlung zu weit führen. Es seien jedoch einige Bemerkungen allgemeiner Art erlaubt.

Vor allem ist die Frage zu stellen, ob und wieweit die hypothetischen Ableitungen realen Vorgängen entsprechen. Eine strenge Übereinstimmung mit der Reihenfolge der ontogenetischen Entwicklung darf man nicht erwarten. Labyrinthe des Typus II werden ontogenetisch nicht in Form des Typus I angelegt und etwa durch Wachstum und Emporrücken des Sacculus nachträglich zur Form des erwachsenen Tieres umgebildet. Vielmehr wird bei *Torpedo* (nach HELLMANN 1898) die centrale Region der Labyrinthblase direkt in die Räume des Utriculus anterior, Sacculus und U. posterior aufgeteilt. Der Schädel der Rochen ist schon während der Entwicklung flach. Und die Voraussetzung für Entstehung des Typus II besteht daher von Anfang an.

Auch die phylogenetische Entwicklung braucht nicht in jedem Falle sich in der derselben Richtung abgespielt zu haben, in der ich die Ableitungen dargestellt habe. Z. B. ist die äußere Einfachheit der Utriculi beim Eishai wahrscheinlich sekundär entstanden, vielleicht im Zusammenhang mit einer Reduktion des Sacculus (vgl. S. 575).

Unsere Untersuchungen hatten zur Grundlage die Beschreibungen von 34 »fertigen«, d. h. nicht weiter veränderlichen Formen erwachsener Tiere. Gewisse Übereinstimmungen in der relativen Lage der Teile erlaubten es, die Formen in drei Gruppen (Typen) zu ordnen. Es zeigten sich parallele Eigentümlichkeiten des Kopfes und seiner Teile, z. B. eine Übereinstimmung der Form des Kopfes mit der des Labyrinths. Es wurde daraus der Schluß gezogen, daß das Labyrinth von den umgebenden Organen beeinflußt wird. Als wirkende Kraft wurde der durch Raummangel bedingte Druck angenommen. Dieser Druck ist experimentell nicht erwiesen. Er ist an erwachsenen Tieren auch nicht mehr wirksam. Denn das Labyrinth behält seine Form bei, wenn man es aus seiner Kapsel »befreit«. Ich kann mich nur auf die allgemeine Erfahrung berufen, daß die Organe im Körper sich ineinanderfügen, wie ja schon die ersten Blastomeren sich an ihren Berührungsflächen gegenseitig abplatten. Sicherlich hat umgekehrt auch das Labyrinth Einfluß auf seine Umgebung. Z. B. wird der Verlauf des Facialis-Trigeminus und des Vagus durch die dazwischenliegende Labyrinthkapsel modifiziert. Aber es scheint, als ob das häutige Labyrinth plastischer und veränderlicher sei.

Die entwicklungsmechanische Analyse konnte im allgemeinen nur in großen Zügen durchgeführt werden. Eine weitergehende Analyse hat zur Voraussetzung, daß das häutige Labyrinth viel mehr im Zusammenhang mit seiner Umgebung betrachtet wird, als dies bisher geschehen ist.

Bei den Säugetieren hat der Bogengangsapparat eine auffällig konstante Form. Da man fast immer einseitig von den Säugetieren und vom Menschen ausgegangen ist, hat man bisher der Formverschiedenheit der übrigen Tiergruppen im allgemeinen verständnislos gegenübergestanden. Die Formkonstanz bei Säugetieren ist jedenfalls eine Besonderheit dieser Gruppe. Sie darf nicht zur allgemeinen Beurteilung des Labyrinths maßgebend sein.

10. Die relative Größe des Labyrinths und seiner Teile.

Im vorhergehenden wurde die Formvariation zum Teil darauf zurückgeführt, daß die Größe des Labyrinths zur Größe des verfügbaren Raumes im wechselnden Verhältnis steht. Die Verschiebung der Teile ließ sich ferner dadurch erklären, daß das Größenverhältnis der Labyrinthteile zueinander einem starken Wechsel unterworfen ist. Die relative Größe bildet also die Voraussetzung mechanischer Verschiebungen, wird aber dadurch selbst nicht erklärt. Wir können die Variation der Größe vielleicht erst dann erklären, wenn wir eindeutige biologische oder physiologische Beziehungen gefunden haben. Das bisherige Ergebnis ist aber, soviel sei im voraus betont, keineswegs ermutigend.

a) Das Labyrinth als Ganzes.

Das Labyrinth der Haie wird absolut bedeutend größer als das aller übrigen Wirbeltiere. Das größte bis jetzt bekannte ist das des Eishaies mit einer Ausdehnung von knapp 14 cm (Kolmer und Eisinger 1925). Ayers (1891) berechnet, daß die Bogengänge fossiler Riesenhaie die ganz enorme Länge von etwa 60 cm gehabt haben müssen. Aber diese Berechnung beruht auf der falschen Voraussetzung, daß das Labyrinth proportional mit dem Körper an Größe zunehme. Einerseits nimmt schon bei ein und derselben Art mit fortschreitendem Wachstum die relative Größe des Labyrinths ab (Werner 1927). Andererseits ist die relative Größe auch bei verschiedenen Arten nicht gleich (Tabelle 1). Ein exakter Vergleich stößt indessen auf die größten Schwierigkeiten, und zwar selbst bei nahe verwandten Arten. Z. B. hat eine *Raja clavata* von 76 cm Körperlänge ein absolut gleich großes Labyrinth (28 mm) wie eine *Raja batis* von 92 cm Länge. Aber das rührt daher, daß die letztere Art ein bedeutend längeres Rostrum hat. Daher sind die beiden Körperlängen eigentlich nicht vergleichbar. Übrigens ist auch die Form des Labyrinths so variabel, daß die größte Ausdehnung nicht ohne weiteres ein zuverlässiges Maß der wirklichen Größe abgibt.

Tabelle 1. Größe der Labyrinthe.

Species	Geschlecht	Länge des Tieres	Größe des Labyrinths
Laemargus borealis		3,75 m	13,9 cm **
» »		etwa 3,00 »	etwa 8,5 » ***
Selache maxima		8,50 »	5,8 »
Alopecias vulpes		2,80 (4,00) m	4,5 » ***
Galeus canis	♂	1,40 m	34,5 mm
Acanthias vulgaris		69 cm	24,5 »
Spinax niger		45,5 »	17 »
Pristiurus melanostomus .	♀	62 »	14 »
Scymnus lichia		75 »	22 » *
Raja batis		etwa 40 »	14,8 »
» »	♀	53 »	16,9 »
» »	♀	89 »	26,1 »
» »	♀	92 »	28 »
» »	♂	121 »	36,2 »
» »		etwa 180 »	54 »***
Raja clavata		etwa 18 »	7,4 »
» »	♂	70 »	22,6 »
» »	♀	76 »	28,2 »
Raja fullonica		70 »	21,2 »
» »	♀	104 »	30 »
Raja oxyrhynchus	♀	75 »	etwa 22 »
Torpedo ocellata	♀	41 »	14,5 »

* nach Burckhardt, ** nach Kolmer und Eisinger, *** Präparate des Naturhist. Museums Göteborg.

Solche Zweifel kommen nicht in Frage, wenn es sich um extreme Unterschiede handelt, wie etwa bei *Laemargus borealis* im Vergleich zu *Selache maxima*. Man wird zunächst zu dem Schluß geneigt sein, daß das Labyrinth bei *Laemargus* eine größere Rolle spielen muß als bei *Selache*. Dafür lassen sich aber aus der Lebensweise keine Anhaltspunkte gewinnen. Es muß auch bedacht werden, daß der funktionelle Wert und die biologische Bedeutung eines Organes sich nicht ohne weiteres aus seiner Gesamtgröße folgern lassen. Wir müssen vielmehr prüfen, in welchem Grade die einzelnen, funktionell wichtigen Teile ausgebildet sind.

b) Die Bogengänge und Ampullen.

Die längsten Bogengänge, die bisher bekannt wurden, gehören dem oben genannten Exemplar des Eishaies an. Ihre Länge beträgt 11 cm (C. anterior), 14 cm (C. lateralis) und 18,5 cm (C. posterior). Wenn man

von relativer Bogengangslänge spricht, so kann gemeint sein: das Verhältnis zum Utriculus, der Vergleich der drei Bogengänge untereinander, die Beziehung zur Körpergröße und schließlich das Verhältnis der Länge zum Durchmesser des Bogenganges.

Die Form zweier Bogengänge kann sehr verschieden sein, auch wenn ihre Länge im Verhältnis zu der des Utriculus gleich ist (vgl. Abb. 44). Doch ist klar, daß sich ein längerer Bogengang anders als ein kurzer verhalten muß, wenn die durch den Utriculus gegebene Krümmungssehne konstant ist (Abb. 48). Die Art der Krümmung und Abzweigung vom distalen Ampullenende und vom Utriculus hängt also von der relativen Länge des Bogenganges ab. Dieser Faktor muß zur Erklärung der Form mit in Rechnung gezogen werden. Dagegen ist kaum anzunehmen, daß die Länge selbst durch mechanische Faktoren verändert wird.

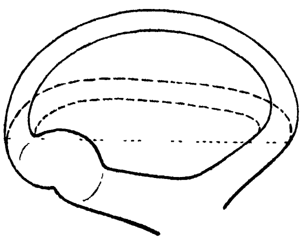


Abb. 48. Krümmung eines kurzen (- - - -) und eines langen Bogenganges (———) bei gleich großer Krümmungssehne (. . . . .), zeigt Abhängigkeit der Form von der relativen Länge des Bogenganges.

Das Verhältnis der drei Bogengänge zueinander ist so großen Variationen unterworfen, daß sich fast für jede Möglichkeit Beispiele finden lassen. Selten sind alle drei etwa gleichlang (*Spinax niger*). Der längste von ihnen ist sehr oft der laterale, seltener der hintere, nie der vordere. Der kürzeste der drei Bogengänge ist meist der vordere, selten der laterale, nie der hintere. Das Verhalten des lateralen Kanales ist besonders interessant und mag durch einige Beispiele illustriert werden. Schon auf den ersten Blick zeigen die Bilder von *Trygon* (Abb. 20 u. 21), daß der laterale Kanal hier am kürzesten ist. Nach den oben genannten Zahlen von *Laemargus* steht er hier in der Mitte. Als längster Bogengang erscheint er bei den meisten übrigen Arten. Bei *Raja oxyrhynchus* und *fullonica* hat er die gleiche Länge wie der hintere Kanal, während der vordere wesentlich kürzer ist. Bei *Selache* ist dagegen der laterale am längsten und die beiden anderen etwa gleichlang. Irgendeine Gesetzmäßigkeit ist nicht aufzufinden.

Die Relation zwischen der Länge der Bogengänge und den Maßen des Kopfes und Körpers ist ohne umfassendes Material schwer zu beurteilen. Eine sehr auffällige Beziehung, die näherer Untersuchung wert ist, zeigt die Gattung *Raja*. Die Systematik unterscheidet Arten mit kurzem und mit langem Rostrum (Ehrenbaum 1927). Das Rostrum wird gemessen von der Spitze bis zu einer Querlinie, die die Mittel-

punkte der Augen verbindet. Dieses Maß im Verhältnis zur Körperlänge ergibt im Prozent die relative Rostrumlänge. Nach meinen Exemplaren beträgt diese für *R. fullonica* 11% (zwei Tiere), *R. clavata* 11,4—13,5% (vier Tiere), *R. batis* 14,7—17% (fünf Tiere), *R. oxyrhynchus* 22,5% (ein Tier). Die beiden Arten mit kurzem Rostrum (unter 14%) haben relativ lange und dünne, hoch gewölbte und geknickte Bogengänge. Die beiden Arten mit langem Rostrum (über 14%) haben kürzere, nicht so hoch gewölbte und daher gleichmäßig gekrümmte Bogengänge. Die Länge des Rostrums hat sicherlich Einfluß auf die Bewegung nach oben und unten, weil es wie eine Art Steuerfläche wirken muß. Vielleicht kann die Variation der vertikalen Bogengänge darin ihre Erklärung finden.

Man könnte etwa weiterhin vermuten, daß bei Rochen der laterale Bogengang eine besondere Rolle spielen muß, weil am Boden die Bewegungen nach der Seite begünstigt sind. Die Länge des lateralen Bogenganges ist aber bei Rochen ebenso variabel wie bei den freischwimmenden Haien. *Selache maxima* und *Laemargus borealis* sollen ausgesprochen träge Tiere sein, während man aus dem großen Bogengangsapparat auf eine besonders lebhafte Beweglichkeit schließen sollte. Der Vergleich mit den Lebensverhältnissen verspricht also vorläufig keine Erklärung der Variationen. Wir können erst dann eine funktionelle Deutung versuchen, wenn die Lebensweise viel genauer bekannt ist und wenn bei verschiedenen Arten Unterschiede der Bewegungsreflexe, die ja als Bogengangsreflexe aufgefaßt werden, experimentell festgestellt sind.

Außer der Länge ist die Dicke der Bogengänge von großer Bedeutung. Denn von Länge und Durchmesser hängt der Grad der Endolymphströmung ab, die bei Reizung im Bogengang auftreten soll. In dieser Hinsicht ist es bemerkenswert, daß der Durchmesser in der ontogenetischen Entwicklung nicht im gleichen Maße wie die Länge zunimmt (Werner 1927) und offenbar bald eine Höchstgrenze erreicht. Das Maximum ist 2,5 mm (Tabelle 2). Der äußere Durchmesser ist aber funktionell nicht maßgebend. Vermutlich wird die innere Lichtung, die sich infolge der verschiedenen Wanddicke nur abschätzen läßt, nicht weiter als 1 mm. Daß dieses Maß auch bei den größten Labyrinthen nicht überschritten wird, hat zweifellos funktionelle Ursachen. Das Verhältnis der Dicke der drei Bogengänge ist auffällig konstant, wenn wir die Variabilität der Länge in Betracht ziehen. In der Regel ist der vordere am dicksten, der laterale am dünnsten. Seltener sind die vertikalen Bogengänge einander gleich.

Tabelle 2. Der äußere Durchmesser der Bogengänge.

Art	Körperlänge	Labyrinthlänge	Canalis anterior	Canalis posterior	Canalis lateralis
Selache maxima	8 m	58 mm	2,5 mm	2,5 mm	2,2 mm
Alopecias vulpes	2,20 »	45 »	1,8 »	1,65 »	1,5 »
Raja clavata (Nr. 2) . .	18 cm	7,4 »	0,62 »	0,62 »	0,5 »
(Nr. 4) . .	?	15 »	0,72 »	0,72 »	0,59 »
(Nr. 6) . .	70 »	22,6 »	0,98 »	0,91 »	0,71 »
(Nr. 7) . .	76 »	28,2 »	1,2 »	1,1 »	0,97 »
Raja batis (Nr. 1) . .	40 »	14,8 »	1,0 »	?	0,8 »
(Nr. 2) . .	53 »	16,9 »	1,1 »	0,95 »	0,9 »
(Nr. 3) . .	89 »	26,1 »	1,35 »	1,2 »	1,0 »
(Nr. 4) . .	92 »	28 »	1,3 »	1,2 »	1,0 »
(Nr. 5) . .	121 »	36,2 »	1,6 »	1,5 »	1,3 »
(Göteborg) . .	180 »	54 »	1,6 »	1,5 »	1,4 »
Spinax niger (Nr. 1) . .	45,5 »	?	775 μ	785 μ	630 μ
(Nr. 3) . .	37,5 »	?	715 μ	795 μ	645 μ

Da die Ampulle zusammen mit ihrem Bogengang eine funktionelle Einheit bildet, sollte man eine entsprechende Variation erwarten. Das ist nicht der Fall. Der Wechsel der Bogengangslänge hat auf die Größe der Ampullen keinen Einfluß. Nun hat zwar die laterale Ampulle entsprechend dem engen Lumen ihres Kanales die geringste Größe und auch die kürzeste Crista. Aber das Verhältnis der vorderen und hinteren Ampulle ist gerade umgekehrt. Die Ampulle des Canalis posterior ist ganz allgemein die größte der drei Ampullen und hat, da sie sehr breit ist, auch die längste Crista. Selten ist die laterale Ampulle so groß wie die vordere. Die Regel, daß die hintere Ampulle am größten, die laterale am kleinsten ist, gilt fast allgemein.

Im übrigen ist zu beachten, daß sich das Verhältnis der Ampullengröße zum Lumen ihres Bogenganges dauernd während des Wachstums ändert. Das Lumen des Kanales nimmt, wie oben gesagt, relativ ab. Die Ampulle hält dagegen mit den übrigen Labyrinthteilen Schritt und erreicht beträchtliche Größen. Die hintere Ampulle des Eishaies ist etwa 2 cm lang und könnte fast das ganze häutige Labyrinth des Menschen in sich aufnehmen. Die hintere Ampulle des Fuchshaies ist 9 mm lang, 6 mm breit. Das Verhältnis der Durchmesser hat große Bedeutung für den Reizvorgang. Eine ampullopetale Endolymphströmung im Bogengang muß nämlich im selben Grade abgeschwächt werden, in dem das Lumen beim Eintritt in die Ampulle sich erweitert. Das ist beim großen Eishai mindestens im Verhältnis 1 : 100. Da der laterale Bogengang die kleinste Ampulle mit dem engsten Durchmesser hat,

könnte man folgern, daß die von ihm ausgelösten Reaktionen schwächer seien als die der anderen Bogengänge. Nach Erfahrungen an Säugetieren ist aber gerade das Gegenteil der Fall. Von besonderem Interesse ist *Torpedo marmorata*, da hier die Mündungsröhre der lateralen Ampulle enger ist als der Kanal selbst. Die Theorie der Endolymphströmung müßte auch solche Fälle heranziehen, statt sich auf Säugetiere zu beschränken.

c) Die Otolithensäckchen.

Die drei Otolithensäckchen verhalten sich bezüglich ihrer Größenvariation auffällig verschieden. Die Größe des Sacculus schwankt, wie schon ein Blick auf die Abbildungen lehrt, im höchsten Grade. Hierauf beruht ein großer Teil der Formverschiebungen. In Tabelle 3 sind die Arten in drei Rubriken eingeteilt, je nachdem ihr Sacculus relativ klein, mittelgroß oder sehr groß ist. Da die Größe nicht gemessen, sondern nur nach den Abbildungen geschätzt werden konnte, ist die Einordnung ziemlich grob.

Tabelle 3. Relative Größe des Sacculus.

Sacculus	1. klein	2. mittelgroß	3. sehr groß
Chimaeridae	—	*Chimaera monstrosa*	—
Notidanidae	—	*Notidanus griseus*	*Heptanchus maculatus*
Chlamydoselachidae	—	—	*Chlamydoselachus*
Cestraciontidae . .	*Cestracion philippi*	—	*Cestracion francisci*
Lamnidae	*Lamna cornubica*	*Alopecias vulpes*	—
	Selache maxima	—	—
Scylliidae	—	*Scyllium canicula*	*Scyllium catulus*
	—	*Pristiurus melan.*	—
Spinacidae.	—	*Spinax niger*	*Acanthias vulg.* u. *sucklii.*
Scymnidae	*Laemargus borealis*	—	—
Echinorhinidae . .	—	—	*Echinorhinus spinosus*
Carchariidae. . . .	—	*Carcharias littor.*	*Carcharias lamia*
	—	*Galeus canis*	—
Sphyrnidae	*Zygaena malleus*	—	—
Rhinidae.	—	—	*Squatina angelus*
Rajidae	—	—	alle *Raja*-Arten
Torpedinidae . . .	—	*Torpedo marmorata*	*Torpedo ocellata*
Trygonidae	*Trygon centrurus*	*Trygon pastinaca*	—
Myliobatidae . . .	—	*Myliobatis noctula*	—

Systematische Beziehungen sind nur in geringem Grade zu finden. Ziemlich uniform ist die Gattung *Raja*. Auch die Lamniden verhalten sich ziemlich einheitlich. Im übrigen zeigen sich Differenzen fast inner-

halb jeder Familie und selbst innerhalb der Gattung, soweit mehrere Arten bekannt sind. Diesen Unterschieden entsprechen die früher geschilderten Übergänge vom Typus I zum Typus II.

Beziehungen zwischen Lebensweise und Sacculusgröße sind nicht erkennbar. Fast alle großen Haie haben einen relativ kleinen Sacculus: die Lamniden, *Laemargus*, *Zygaena*, auch *Notidanus*. Daraus kann man aber keine Folgerungen ziehen, da sich unter diesen sowohl sehr lebhafte, gewandte Schwimmer (*Lamna cornubica*, *Alopecias*) als auch träge, schwerfällige Tiere befinden. Überdies ist denkbar, daß der Sacculus langsamer wächst als die übrigen Labyrinthteile und daher in der Ontogenese immer mehr relativ zurücktritt.

Über die Größe der Macula sacculi und des Otolithen im Verhältnis zum Sacculushohlraum und zueinander ist nur in wenigen Fällen etwas bekannt. Die Macula kann außerordentlich lang werden, z. B. 12 mm bei *Raja fullonica* (70 cm), fast 14 mm bei *Raja oxyrhynchus* (75 cm). Sie ist aber in diesen Fällen sehr schmal (etwa 0,5 mm) und steht daher zur Fläche des Otolithen im völligen Mißverhältnis.

Vielfach finden wir dort, wo der Sacculus klein ist, einen besonders großen Saccus endolymphaticus (*Notidanus*, *Lamna*, *Alopecias*). Aber dieses Verhältnis ist nicht konstant. Und solange die Funktion beider Organteile noch ganz unbekannt ist, läßt sich auch nichts darüber aussagen.

Im Gegensatz zum Sacculus zeigt der Recessus utriculi eine auffallend konstante Größe. Bei Haifischen ist er so groß oder nur wenig größer als eine Ampulle, bisweilen kleiner (*Selache maxima*). Bei den Rochen ist er durchweg etwas größer als bei den Haifischen.

Auch die Lagena ist fast immer etwa gleich groß, nämlich etwa so groß wie die hintere Ampulle oder der Recessus utriculi. Bei vielen Arten mit kleinem Sacculus ist sie etwas größer (Lamniden, *Laemargus*, *Notidanus*), bei manchen Arten mit großem Sacculus ist sie deutlich kleiner (*Rhina*, *Raja*, *Trygon pastinaca*). Man könnte daran denken, daß Sacculus und Lagena einander funktionell ersetzen können, da gelegentlich noch ihre Maculae oder Otolithen zusammenhängen. Aber die Regel hat viele Ausnahmen. Scylliiden, *Carcharias lamia*, *Echinorhinus* haben trotz ihres großen Sacculus auch eine große Lagena. Wir müßten also auch hier die Maculae und Otolithen genau quantitativ vergleichen, bevor wir die funktionelle Wertigkeit dieser Labyrinthteile wirklich beurteilen können.

11. Phylogenetische und systematische Folgerungen.

Für die Phylogenese hat das Labyrinth bisher nur eine geringe, für die Systematik gar keine Rolle gespielt. Die Gründe liegen auf der Hand: Die technischen Schwierigkeiten, obgleich sie überschätzt werden, sind ohne Zweifel beträchtlich. Die wenigen Arten, die bekannt wurden, dienten gewissermaßen nur als Stichprobe, um die prinzipielle Beschaffenheit des Labyrinths einer größeren systematischen Einheit daran festzustellen. Erst umfassendere Artenkenntnis, wie sie etwa GRAY (1907/8) durch seine neue Präparationsmethode von Säugetieren und Vögeln erhalten hat, läßt wohl mit Recht den Wunsch entstehen, das Labyrinth zu Schlüssen auf die Verwandtschaft der Tiere zu verwerten. Das Beispiel von ISHIKAWA (1924), der die Cephalopoden nach dem Bau der Statocyste neu einzuordnen versuchte, muß ebenfalls dazu ermutigen. Die Versuche von RETZIUS (1881) und TAFANI (1885), die Labyrinthe der Elasmobranchier in phylogenetische Reihen zu ordnen, kranken an der zufälligen Auswahl der Arten.

Die Cyclostomen und Elasmobranchier wurden bisher fast allgemein für die primitivsten aller Wirbeltiere angesehen. Auch der Bau des häutigen Labyrinths schien diese Ansicht vortrefflich zu beweisen. Die Labyrinthe von *Myxine* mit nur einem, von *Petromyzon* mit nur zwei Bogengängen konnten nach dieser Ansicht nichts anderes sein als Vorstufen des mit drei Bogengängen ausgestatteten Labyrinths der übrigen Wirbeltiere. An die Wurzel der letzteren, die Lücke zwischen Cyclostomen und »höheren« Wirbeltieren ausfüllend, sollen die Elasmobranchier zu stellen sein, weil bei ihnen die Trennung zwischen Pars superior und Pars inferior »noch nicht« stattgefunden habe (HELLMANN 1898, BROCK 1926). Besonders müßten darnach die Knochenfische, da bei ihnen die Trennung sehr weit fortgeschritten ist, von den Knorpelfischen herzuleiten sein.

Die Ursprünglichkeit der Cyclostomen ist indessen sehr zweifelhaft geworden. Wir müssen die Möglichkeit ins Auge fassen, daß ihr Bogengangsapparat sekundär reduziert ist, wovon die parasitische *Myxine* am meisten betroffen wurde. Bezüglich der Elasmobranchier sind die Untersuchungen von KYLE (1927) von größter Bedeutung. Darnach stellt der knorpelige Zustand der Wirbelsäule bei Haien und Rochen eine sekundäre Spezialisierung dar. Auch Paläontologie und Biologie liefern Beweise, daß die Elasmobranchier keine primitive Gruppe sind.

Die Ansicht KYLES wird durch die vorliegenden Untersuchungen am Labyrinth in vollem Maße bestätigt. Von allen Wirbeltieren haben

die Cyclostomen den einfachsten, die Haie und Rochen den kompliziertesten Bogengangsapparat. Es ist unvorstellbar, daß beide Gruppen gemeinsam an der Wurzel des Stammbaumes der Wirbeltiere stehen sollen. Andererseits sind die Labyrinthe vieler Knochenfische (z. B. der *Gadidae*) außerordentlich einfach. Wir können unmöglich die Elasmobranchier als Entwicklungsstufe zwischen Cyclostomen und Knochenfische einschieben. Ihr Bogengangsapparat setzt vielmehr einen Zustand voraus, wie er bei den Knochenfischen vorhanden ist; und viele Einzelheiten lassen sich durch Ableitung von den Knochenfischen verstehen (siehe besonders Kapitel 6, S. 552—558).

Das Labyrinth der Elasmobranchier hat eine selbständige Entwicklung eingeschlagen und dabei eine Komplizierung erreicht, die unter den Wirbeltieren einzig dasteht. Man denke vor allem an die Abgliederung des Recessus utriculi vom Sinus anterior utriculi, an die Spaltung des Sinus superior utriculi bzw. des ganzen Utriculus, an die verwickelten Beziehungen der Hohlräume. Auch die freie Öffnung des Ductus endolymphaticus gründet sich auf eine Neuerwerbung und entspricht nicht der primitiven Öffnung des Ohrbläschens (Ranzi 1926). Hellmann meint, das Labyrinth der Haie und Rochen sei in der phylogenetischen Entwicklung zum Teil auf einem Entwicklungsstadium stehengeblieben, das der menschliche Embryo in der 4.—5. Woche durchläuft. Diese anthropocentrische Anschauung ist durch die Tatsachen hinreichend widerlegt.

Betrachten wir nun die Verhältnisse innerhalb der ganzen Gruppe. Es steht außer Zweifel, daß die Chimären bezüglich des Labyrinths am primitivsten, die Rochen am meisten spezialisiert sind. Der einheitliche Utriculus, das einheitliche Mündungsgebiet der Hohlräume, das Fehlen einer selbständigen Lagena bei *Chimaera* müssen als ursprüngliche Merkmale aufgefaßt werden. Bei den Rochen ist die Gliederung der Hohlräume soweit fortgeschritten wie bei keiner anderen Gruppe; der Ductus utriculi, der gelegentliche Verschluß des Ductus utriculosaccularis posterior, die verengerte Mündungsröhre der lateralen Ampulle kennzeichnen den Endpunkt einer spezialisierten Entwicklung. Von den Familien stehen nur Trygoniden und Myliobatiden einander näher. Rajiden und Torpediniden sind so spezialisiert und in sich geschlossen, daß man eine polyphyletische Herkunft der Rochen vermuten könnte. Andererseits bildet der Ductus utriculi, der in dieser Form den Haien fehlt, ein einigendes Band.

Dabei muß allerdings *Rhina squatina* ausgeschlossen werden, obwohl sie dank der Verbreiterung ihrer Brustflossen vielfach zu den

Rochen gestellt wird. Das Labyrinth ist nicht einmal eine Übergangsform von den Haien zu den Rochen (wie RETZIUS und TAFANI annehmen), sondern steht infolge seiner großen Ähnlichkeit mit *Acanthias vulgaris* näher der Stammgruppe der Haie.

Das Labyrinth der Haie variiert in ausgesprochenem Maße und zeigt eine Anzahl spezialisierter Formen, die nicht miteinander verknüpft werden können (Cestraciontiden, *Zygaena malleus, Carcharias lamia*). Es ist ganz unmöglich, die Labyrinthe in eine fortlaufende phylogenetische Reihe einzugliedern, etwa nach der fortschreitenden Verkürzung der Fissura utriculo-saccularis, wie es TAFANI mit den ihm bekannten Arten getan hat. Diese Spalte ist zwar ohne Zweifel ein ursprüngliches Merkmal, ist aber schon deshalb nicht allein maßgebend, weil sie innerhalb einer Familie vorhanden sein oder fehlen kann (*Spinacidae*). Weitere ursprüngliche Merkmale können sein: mangelnde Trennung der Utriculi sowie der Maculae, besonders der M. lagenae und sacculi, weite Kommunikationsöffnungen usw. Darnach müssen die Lamniden, Spinaciden und Scylliiden dem Ursprung der Haie am nächsten stehen. Von den Spinaciden sind *Echinorhinus* und *Rhina* abzuleiten.

Die herrschende Ansicht stellt die Notidaniden und Chlamydoselachiden an den Ursprung der Haie, weil sie mehr als fünf Kiemenspalten und eine völlig knorpelige Wirbelsäule haben. Aber schon BURCKHARDT (1911) betont, daß die Primitivität von *Heptanchus* bisher überschätzt wurde, und konstatiert am Gehirn neben primitiven eine Reihe progressiver Merkmale. Ferner führt KYLE (1927) den Nachweis, daß »die Wirbelsäule von *Notidanus* nicht länger als primitiv anzusehen oder mit der ganz anders strukturierten Wirbelsäule von *Chimaera* verglichen werden darf«. Das Labyrinth repräsentiert einen ausgesprochen hohen Entwicklungszustand, da die direkte Kommunikation zwischen U. anterior und Sacculus fehlt und die Abgliederung der Utriculi sehr weit fortgeschritten ist. Die beiden Familien, die selbst sehr eng zusammen gehören, sind darin den Rochen ähnlicher als es *Rhina squatina* ist.

Der Eishai (*Laemargus borealis*) macht ebenfalls zunächst einen primitiven Eindruck. Auch das eigenartige Labyrinth könnte man für primitiv halten. Doch sind die Utriculi im Innern völlig abgeteilt und die Spalte zwischen U. anterior und Sacculus fast ganz reduziert. Auch befindet sich der mediale Schenkel des lateralen Kanales soweit dorsal wie sonst nur bei Labyrinthen des Typus II. Daraus folgt, daß das Labyrinth von einem höher entwickelten abstammt, und daß die äußer-

liche Vereinigung der Utriculi auf einer sekundären Verschmelzung beruht. Auch HELBING (1904) betrachtet *Laemargus* als spezialisierte Endform auf Grund rückläufiger Entwicklung, nämlich Degeneration der Knorpelmasse, Rückbildung der Rippen, der Rückenflossen und des Leuchtapparates. Ob die Ähnlichkeit des Labyrinths mit dem der Notidaniden eine Bedeutung hat, ist fraglich.

Abschließend sei festgestellt, daß die bisherigen Vorstellungen über Verwandtschaft und Abstammung der Elasmobranchier und im besonderen der Haie einer Revision bedürfen. Das Labyrinth kann dabei eine wichtige Rolle spielen, vorausgesetzt, daß es noch genauer bekannt wird.

Zusammenfassung.

1. Die Beschreibungen und Abbildungen der Literatur wurden einheitlich bearbeitet und zum Teil nachgeprüft.

2. Neu beschrieben wurden die Labyrinthe von: *Pristiurus melanostomus*, *Spinax niger*, *Selache maxima*, *Galeus canis*, *Torpedo ocellata*, *Raja fullonica* und *oxyrhynchus*.

3. Die Beschreibungen (im ganzen 34) wurden systematisch geordnet, die gemeinsamen Merkmale der Gattungen, Familien und Unterordnungen zusammengefaßt. Die Form des Labyrinths zeigt für jede Art charakteristische und daher systematisch verwertbare Merkmale.

4. Der »Vestibularapparat« der Haie und Rochen ist komplizierter und höher entwickelt als bei allen anderen Wirbeltieren. Die Annahme, das Labyrinth stelle eine primitive Entwicklungsstufe zwischen Cyclostomen und Knochenfischen vor, wird widerlegt (S. 573).

5. Die nach bisheriger Ansicht primitivsten Haie (Notidaniden und Chlamydoselachiden) haben ein hochentwickeltes Labyrinth.

6. Von den vergleichend-anatomischen Deutungen des Utriculus wird diejenige STEWARTS angenommen, wonach der Utriculus durch eine vertikale Spaltung des Sinus superior in einen U. anterior und U. posterior zerlegt ist (S. 536).

7. Die allgemein übliche Einteilung des Labyrinths in Pars superior und Pars inferior wird ersetzt durch eine umfassendere Gliederung des Hohlraumes durch fünf Scheidewände (S. 537), wodurch auch die komplizierten und wechselnden Kommunikationen der centralen Hohlräume verständlich werden (S. 542).

8. Ein großer Teil der Formvariationen hat mechanische Ursachen: das häutige Labyrinth hat relativ zu wenig Raum und wird infolge

der Abflachung des Kopfes und durch den Druck der umgebenden Organe (Auge, Gehirnnerven) deformiert.

9. Die Formänderungen beruhen darauf, daß das Labyrinth in den drei Symmetrieebenen des Kopfes, besonders in der Transversalebene, gedreht wird, und daß die Teile sich relativ zueinander verschieben.

10. Es werden drei Typen von Labyrinthen aufgestellt, die sich vor allem in der relativen Größe und Lage des Sacculus unterscheiden (S. 550).

11. Die Haie mit eigentümlich geformten Köpfen (*Cestracion*, *Zygaena*) haben auch entsprechend geformte Labyrinthe (S. 558).

12. Der laterale Bogengang sucht trotz Verlagerung der übrigen Labyrinthteile durch kompensatorische Drehung seine Lage im Raum beizubehalten (*Chimaera*, siehe S. 562).

13. Es gelingt nicht, die Form und relative Größe des Labyrinths durch die vermutliche Funktion der Teile zu erklären oder zur Lebensweise der Tiere in Parallele zu setzen (S. 566).

14. Bei den Arten der Gattung *Raja* besteht eine eindeutige Beziehung zwischen der Länge des Rostrums und der Bogengänge.

Literaturverzeichnis.

AYERS, H., 1892: Vertebrate Cephalogenesis. II. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Ear. Journal of Morph. Bd. 6, S. 1—360.

BENJAMINS, 1913: Beitrag zur Kenntnis des hautigen Labyrinthes. Über eine vierte Crista acustica. Zeitschr. für Ohrenheilkunde und fur die Krankheiten der Luftwege. Bd. 68, S. 101—124.

BOULENGER, 1904: Fishes. In Cambridge Natural History. Bd. 7.

BROCK, W., 1926: Phylogenese und vergleichende Anatomie des Gehörorganes im Handbuch der Hals-, Nasen-, Ohrenheilkunde. Herausgeg. v. DENKER und KAHLER. Bd. 6, 1. Teil, S. 1—69.

BURCKHARDT, R., 1907 und 1911: Das Zentralnervensystem der Selachier als Grundlage für eine Phylogenie des Vertebratenhirns. Nova Acta (Abh. der Kais. Leopold-Carol. Deutsch. Akad. der Naturforscher, Halle). Bd. 73, S. 241—450 (I. Teil, 1907) und Bd. 94, S. 1—112 (II. Teil, 1911).

DANIEL, J. FRANK, 1922: The Elasmobranch Fishes. Berkeley (California).

EHRENBAUM, 1927: Elasmobranchii. Teil XIIc der Tierwelt der Nord- und Ostsee. Herausgeg. v. GRIMPE und WAGLER.

GOODEY, 1910: A Contribution to the Skeletal Anatomy of the Frilled Shark, Chlamydoselachus anguineus GAR. Proceedings of the Zool. Soc. London. S. 540—571.

GRAY, A. A., 1907—1908: The Labyrinth of Animals. Bd. 1 und 2. London.

GÜNTHER, A., 1870: Catalogue of the Fishes of the British Museum. Bd. 8.

HASSE, C., 1868: Bemerkungen über das Gehörorgan der Fische. Verh. der Phys.-med. Gesellsch. Würzburg. N. F. I.

— 1873: Die vergleichende Morphologie und Histologie des häutigen Gehörorganes der Wirbeltiere usw. Supplement zu HASSES Anatom. Studien. Bd. 1. Leipzig.

— 1873: Die Lymphbahnen des inneren Ohres der Wirbeltiere. Anatomische Studien. 4. Heft. Leipzig.

HELBING, H., 1904: Beiträge zur Anatomie und Systematik der Laemargiden. Nova Acta (Abh. d. Kais. Leopold-Carol. Deutsch. Akad. der Naturforscher, Halle). Bd. 82, Nr. 4. S. 335—524.

HELLMANN, 1898: Die Entwicklung des Labyrinthes von Torpedo ocellata. Verh. d. Deutsch. Otolog. Gesellsch. (Wurzburg) S. 65—76.

HOWES, G. B., 1883: The presence of a tympanum in the genus Raja. Journ. Anat. and Physiology. Bd. 17. S. 188—190.

ISHIKAWA, M., 1924: On the Phylogenetic Position of the Cephalopod Genera of Japan Based on the Structure of Statocysts. Journal of the College of Agriculture. Imp. Univ. Tokyo. Bd. 7, S. 165—210.

JOHNSTON, 1902: The homologie of the Selachian Ampullae. Anat. Anz. Bd. 21.

JORDAN und EVERMANN, 1896: The Fishes of the North and Middle America. Bulletin of the United States National Museum. Bull. Nr. 47.

KOLMER und EISINGER, 1925: Labyrinth des Eishaies (Laemargus borealis). Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhin. 59. Jahrg., S. 839—842.

KYLE, H. M., 1927: Über die Entstehung und Bildung der Hartsubstanz bei Fischen. Zeitschr. f. mikr.-anatom. Forschung. Bd. 9, S. 317—384.

LEYDIG, FR., 1852: Beitrage zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig.

LLOYD, J. H. und SHEPPARD, E. M., 1922: A Contribution to the Anatomy of a Hammerhead Shark (Zygaena malleus SHAW). Proceedings of Zool. Soc. London. S. 971—981.

LORENTE DE Nó, R., 1928: Untersuchungen über die Anatomie und die Physiologie des Nervus octavus und des Ohrlabyrinths. Vierter Teil. Archiv f. Ohren-, Nasen- und Kehlkopfheilkunde. Bd. 118, S. 241—284.

MAXWELL, S. S., 1923: Labyrinth and Equilibrium. Philadelphia and London.

NISHIO, S., 1926: Über die Otolithen und ihre Entstehung. Archiv für Ohren-, Nasen- und Kehlkopfheilkunde. Bd. 115, S. 19—63.

PORTMANN, G., 1920: L'organe endolymphatique des Sélaciens. C. R. de la Soc. de Biologie, Séance du 2 Mars. Bd. 83, S. 487.

RANZI, SILVIO, 1926: Ricerche embriologiche e morfologiche sul ductus endolymphaticus (o aquaeductus vestibuli ovvero recessus labyrinthi) dei Vertebrati. 1. L'aquaeductus vestibuli dei Selaci. Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli. Bd. 7, S. 169—213.

RETZIUS, G., 1878: Zur Kenntnis von dem membranösen Labyrinth bei den Knorpelfischen. Archiv f. Anat. u. Physiol.

— 1881: Das Gehörorgan der Wirbeltiere. 1. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm.

SCAMMON, 1911: Normal Plates of the Development of Squalus Acanthias. 12. Heft der Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Herausgeg. von KEIBEL.

STEWART, CH., 1905: On the membranous Labyrinth of certain Sharks. The Journal of the Linnean Soc. London, Zoology. Bd. 29 (1903—1906), S. 407—409.

— 1906: On the membranous Labyrinth of Echinorhinus, Cestracion and Rhina. Ebenda, S. 439—442.

TAFANI, A., 1885: L'organo dell' udito. Archivio della Scuola d'Anatomia patologica. Bd. 3. Firenze.

WENIG, J., 1913: Untersuchungen über die Entwicklung der Gehörorgane der Anamnia. Morpholog. Jahrbuch. Bd. 45, S. 295—333.

WERNER, CL. F., 1927: Wachstum und Formvariation des Labyrinthes in ihrem Verhältnis zu Gehirn und Schädel, I. bei Rochen (Raja batis und Raja clavata). Anatom. Anzeiger. Bd. 63, S. 225—237.

— 1928: Studien über die Otolithen der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 131, S. 502—587.

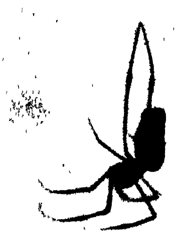
— 1929: Über das Labyrinth des Eishaies. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Jahrg. 63, S. 195—199.

Erklärung der Abkürzungen an den Abbildungen 23—47.

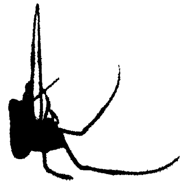
A, Ampulla anterior, vordere Ampulle;
C, centraler Hohlraum des Labyrinthbläschens;
can. lat., Canalis lateralis, seitlicher Bogengang;
Cp, Canalis posterior, hinterer Bogengang;
D oder *d. e.*, Ductus endolymphaticus;
D. u-s. p., Ductus utriculo-saccularis posterior;
L, Lagena;
P, Ampulla posterior, hintere Ampulle;
R, Recessus utriculi;
S, Sacculus;
sa, Sinus anterior utriculi;
sp, Sinus posterior utriculi;
ss, Sinus superior utriculi;
U, Utriculus;
Ua, Utriculus anterior;
Up, Utriculus posterior.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

Abb. 1



a



b



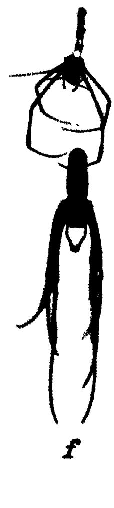
c



d



e

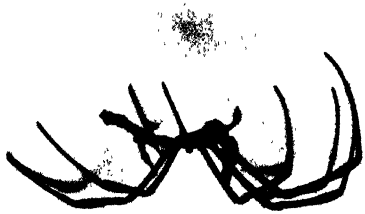


f



g

Abb. 2



Fischel.

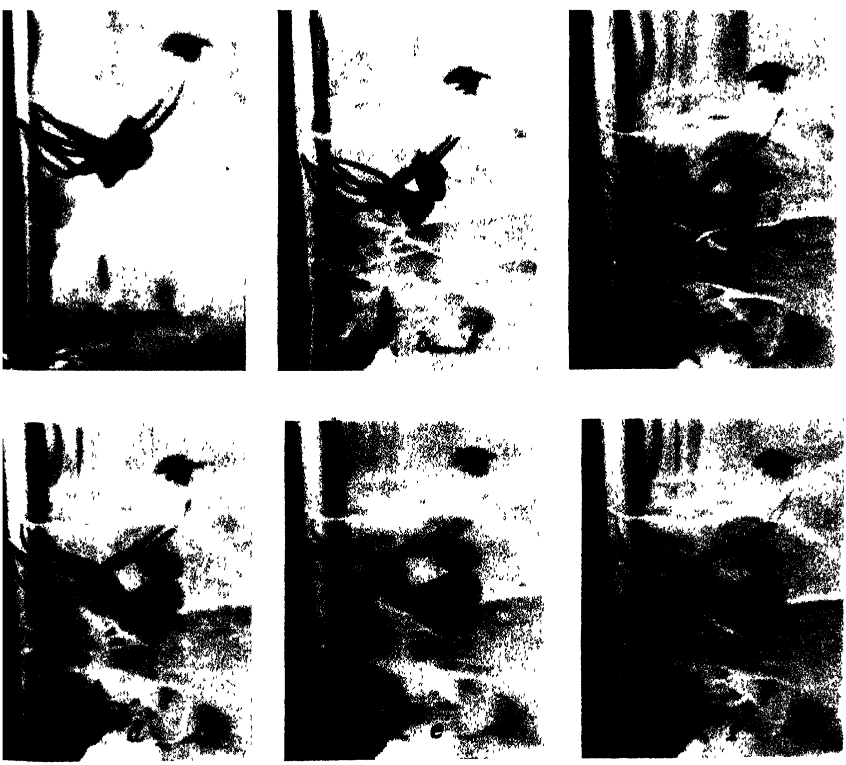
Abb. 3

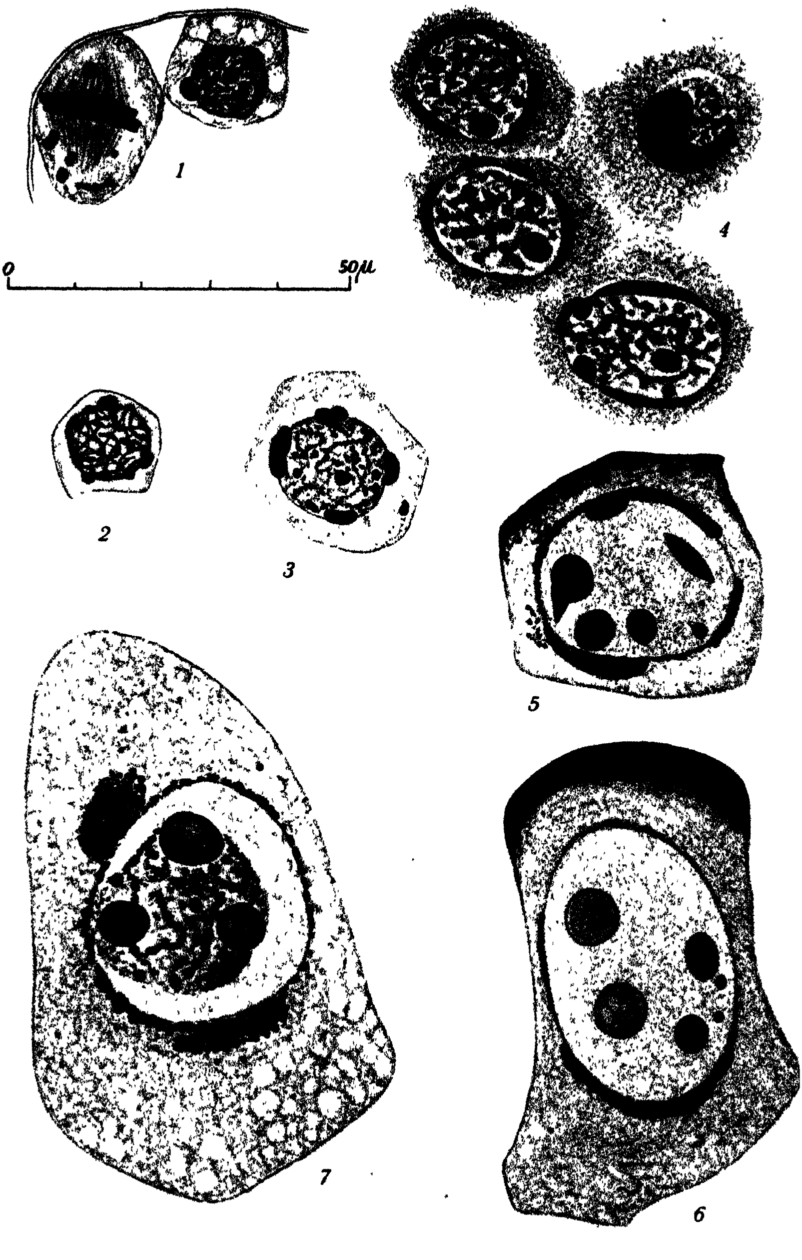


Abb. 4



Abb. 5

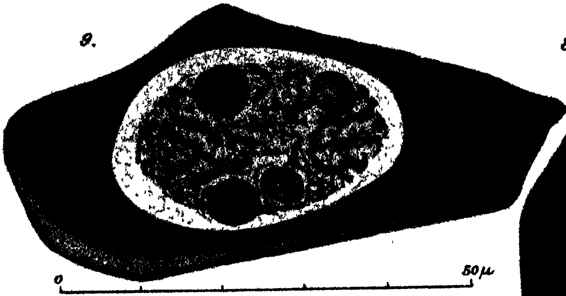




Heberer gez. *Sinsel & Co. G.m.b.H., Leipzig.*

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig.

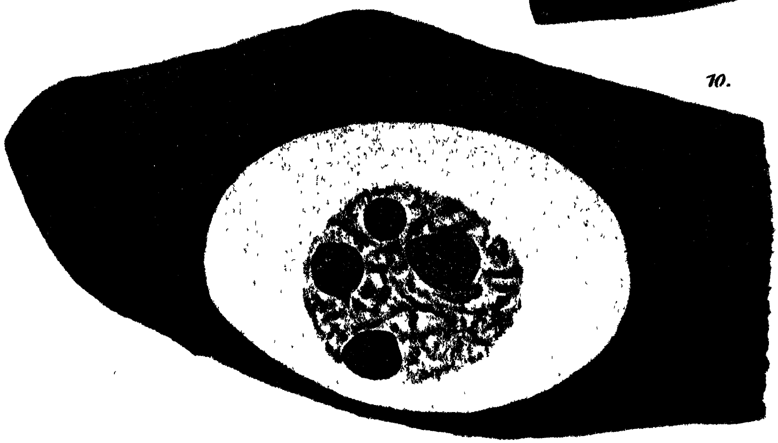
9.



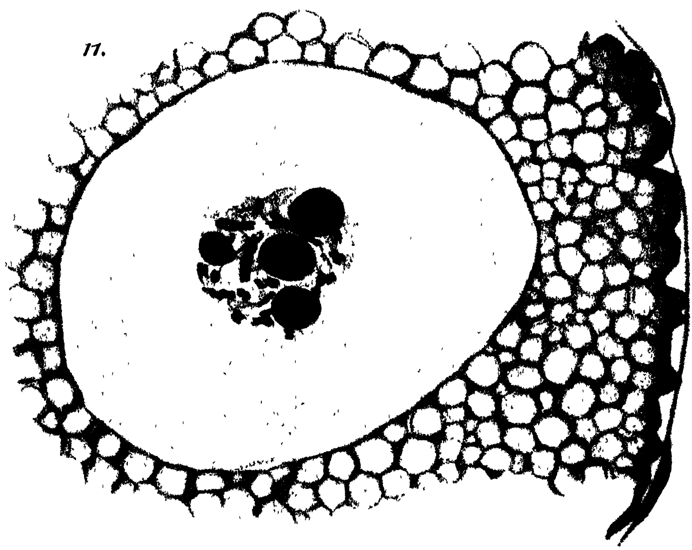
8.



10.



11.



Haberer gez.

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Abb. 1

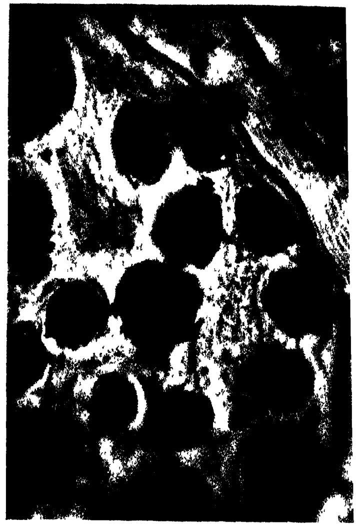


Abb. 2



Abb. 3



Abb. 4



Abb. 7

Halik.

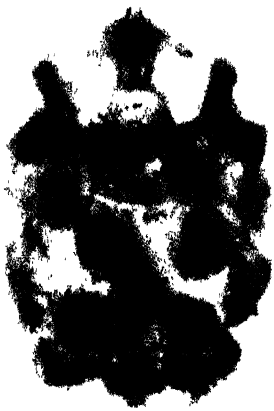


Abb. 5



Abb. 6

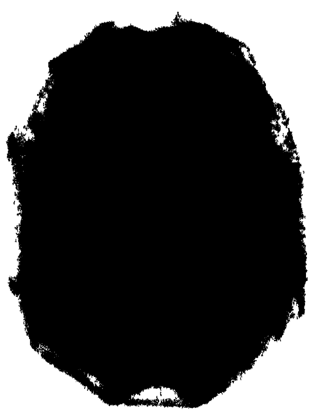


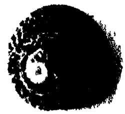
Abb. 8

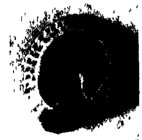


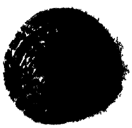
Abb. 9

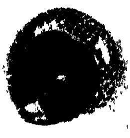

Abb. 1


Abb. 2


Abb. 3


Abb. 4


Abb. 5


Abb. 6

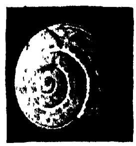

Abb. 7


Abb. 8


Abb. 9


Abb. 10


Abb. 11


Abb. 12


Abb. 13


Abb. 14

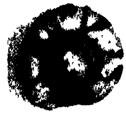

Abb. 15



Abb. 1



Abb. 2



Abb. 3



Abb. 4



Abb. 5



Abb. 6

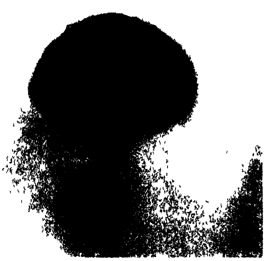


Abb. 7

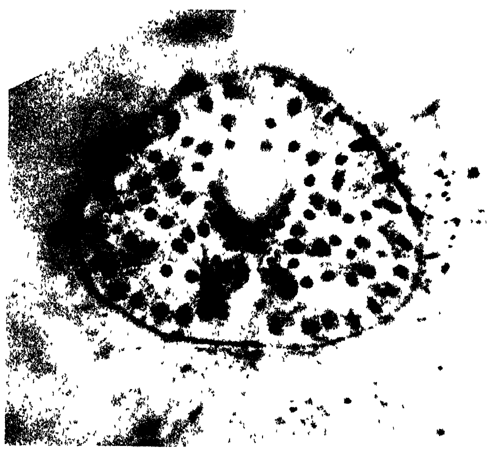


Abb. 8

Dejdar *Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig.*

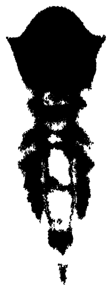


Abb. 9



Abb. 10

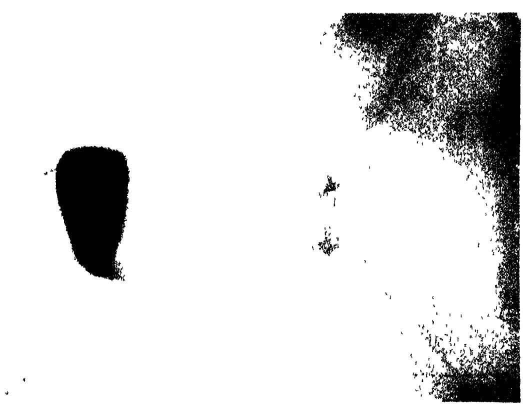


Abb. 11



Abb. 12



Abb. 13

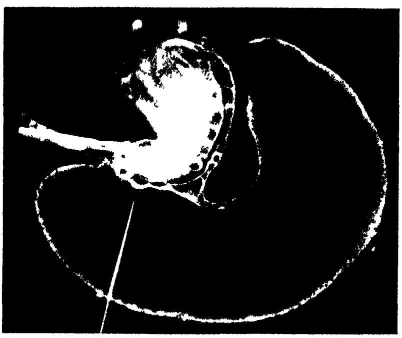


Abb. 14



Abb. 15



Abb. 17



Abb. 16



Abb. 20

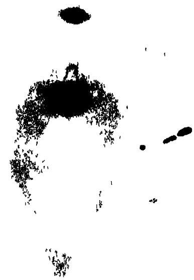


Abb. 19



Abb. 22



Abb. 21



Abb. 18

Dejdar

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig.